SOCIOBIOLOGÍA

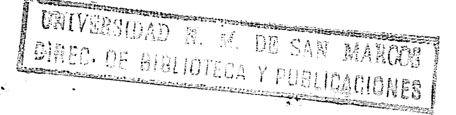
la nueva síntesis

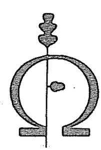
Edward O. Wilson

SOCIOBIOLOGÍA

la nueva síntesis

Edward O. Wilson



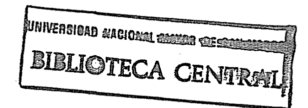


Ediciones Omega, S. A. - Casanova, 220 - Barcelona-36

La edición original de esta obra ha sido publicada en inglés
por The Belknap Press of Harvard University Press de Cambridge, Massachusetts,
con el título
SOCIOBIOLOGY. THE NEW SYNTHESIS

Traducido por
Ramón Navarro
Licenciado en Ciencias Biológicas

Revisión y prólogo a la edición española del
Dr. Andrés de Haro
Catedrático de Zoología de la Facultad de Ciencias
de la Universidad Autónoma de Barcelona



ISBN 84-282-0592-2
Depósito legal. B. 10511-80
Printed in Spain
EGS - Rosario, 2 - Barcelona

Introducción a la edición española

Los estudios sobre Etología iniciados por Charles Otis Whitman, Oscar Heinroth y Konrad Lorenz, suponen el estudio de la conducta animal bajo la metodología zoológica. De la misma manera que se enfoca el estudio de la organización animal, la conducta se considera formada por órganos conductuales. Estos órganos estarán sujetos a la evolución y adaptación, de aquí que la Etología busca el conocimiento de la Ontogenia, Filogenia y función biológica de la conducta, haciendo un estudio morfológico de la misma.

Un número creciente de zoólogos se ha interesado por este campo de investigación, uniendo cada vez más los caracteres conductuales y los morfológicos, colaborando de manera poderosa a la mejor comprensión de la diversificación animal. Entre ellos está el Profesor de Zoología de la Universidad de Harvard, Edward O. Wilson, procedente del campo de la entomología, autor del libro «Insect Societies» y dedicado al estudio de la mirmecología, donde tiene trabajos sistemáticos fundamentales.

Su Sociobiología representa un poderoso esfuerzo de síntesis sobre el fenómeno social, desde los animales invertebrados, hasta los vertebrados y el hombre. También tiene en cuenta los datos de la genética de poblaciones y de la ecología, representando un reto para los zoólogos, que no han cultivado suficientemente el estudio etológico de las sociedades de mamíferos y en particular de los primates. Hay escasez de documentos sobre la etología de las sociedades animales y especialmente de las humanas.

La Sociobiología representa también un reto para los genéticos, fisiólogos, ecólogos y psicólogos, ante lo prometedor de la aplicación de su metodología propia al campo de los mecanismos conductuales.

Esta obra hará también que en lo sucesivo se tenga más en cuenta la conducta en el estudio de la evolución animal.

La Sociobiología de Edward O. Wilson abre un campo con nuevas perspectivas y representa un hito alentador dentro del estudio biológico comparado de las sociedades animales, sobre todo teniendo en cuenta esta especie única y enigmática que es la humana, con una evolución cultural desfasada con la genética y aparentemente careciendo de mecanismos inhibidores que impidan su autodestrucción.

La tarea es importante e irrenunciable, aunque se ha de realizar con el máximo tiento y rigor científico, pues según termina el libro con la profética perspicacia de Albert Camus: «el Mundo que pueda explicarse incluso con malas razones, es un Mundo familiar. Pero, por otra parte, en un Universo despojado de luces e ilusiones, el hombre se siente forastero, un extraño. Su exilio no tiene remedio, pues se le ha privado de un hogar perdido o de la esperanza de la tierra prometida».

ANDRÉS DE HARO

Agradecimientos

La Sociobiología moderna la están creando investigadores de talento que trabajan, principalmente, en Biología de poblaciones, Zoología de invertebrados, especialmente Entomología, y Zoología de vertebrados. Ya que mi preparación y mis investigaciones estaban fortuitamente dirigidas hacia los dos primeros campos y todavía me quedaba mucho después de escribir *The Insect Societies,* decidí aprender lo necesario sobre vertebrados como para atacar una síntesis general. La generosidad que mostraron los expertos en este tercer campo, guiándome pacientemente por medio de películas y publicaciones, corrigiendo mis errores y ofreciéndome el tipo de aliento entusiasta generalmente reservado a los estudiantes que prometen, es un testamento a la comunalidad de la ciencia.

Mis nuevos colegas leyeron también, con crítica constructiva, la mayoría de los capítulos en borrador. Las otras secciones fueron revisadas por biólogos poblacionales y antropólogos. Estoy especialmente agradecido con Robert L. Trivers que ha leído la mayor parte del libro y lo ha discutido conmigo, a partir de su concepción. Los que revisaron partes del manuscrito, con el número de los capítulos reseñados a continuación de sus nombres, son Ivan Chase (13), Irven DeVore (27), John F. Eisenberg (23, 24, 25, 26), Richard Estes (24), Robert Fagen (1-5, 7), Madhav Gadgil (1-5), Robert A. Hinde (7), Bert Hölldobler (8-13), F. Clark Howell (27), Sarah Blaffer Hrdy (1-13, 15-16, 27), Alison Jolly (26), A. Ross Kiester (7, 11-13), Bruce R. Levin (4, 5), Peter Marler (7), Ernst Mayr (11-13), Donald W. Pfaff (11), Katherine Ralls (15), Jon Seger (1-6, 8-13, 27), W. John Smith (8-10), Robert M. Woollacott (19), James Weinrich (1-5, 8-13) y Amotz Zahavi (5).

Las ilustraciones, los manuscritos inéditos y los consejos técnicos fueron facilitados por R. D. Alexander, Herbert Bloch, S. A. Boorman, Jack Bradbury, F. H. Bronson, W. L. Brown, Francine y P. A. Buckley, Noam Chomsky, Malcolm Coe, P. A. Corning, Iain Douglas-Hamilton, Mary Jane West Eberhard, John F. Eisenberg, R. D. Estes, O. R. Floody, Charles Galt, Valerius Geist, Peter Haas, W. J. Hamilton III, Bert Hölldobler, Sarah Hrdy, Alison Jolly, J. H. Kaufmann, M. H. A. Keenleyside, A. R. Kiester, Hans Kummer, J. A. Kurland, M. R. Lein, B. R. Levin, P. R. Levitt, P. R. Marler, Ernst Mayr, G. M. McKay, D. B. Means, A. J. Meyerriecks, Martin Moynihan, R. A. Paynter, Jr., D. W. Pfaff, W. P. Porter, Katherine Ralls, Lynn Riddiford, P. S. Rodman, L. L. Rogers, Thelma E. Rowell, W. E. Schevill, N. G. Smith, Judy A. Stamps, R. L. Trivers, J. W. Truman, F. R. Walther, Peter Weygoldt, W. Wickler, R. H. Wiley, E. N. Wilmsen, E. E. Williams, y D. S. Wilson.

Kathleen M. Horton constituyó una eficaz ayuda en la búsqueda bibliográfica, comprobó muchos de los detalles técnicos y mecanografió el manuscrito a partir de dos intrincados borradores. Nancy Clemente editó dicho manuscrito, proporcionando provechosas sugerencias en cuanto a organización y presentación.

Sarah Landry ejecutó los dibujos de sociedades animales

que pueden verse en los capítulos 20-27. Sus composiciones sobre especies de vertebrados fueron de las primeras en representar sociedades enteras y en las proporciones demográficas adecuadas, con tantas interacciones como pueda incluir una sola escena. A fin de que los dibujos fueran lo más exactos posible recabamos el auxilio, generosamente concedido, de los siguientes biólogos que habían llevado a cabo investigaciones sobre Sociobiología de especies individuales: Robert T. Bakker (reconstrucción de la aparición y posible comportamiento social de los dinosaurios), Brian Bertram (leones), Iain Douglas-Hamilton (elefantes africanos), Richard D. Estes (perros salvajes, gnus), F. Clark Howell (reconstrucción del hombre primitivo y fauna de mamíferos pleistocénicos), Alison Jolly (lémures de cola anillada), James Malcolm (perros salvajes), John H. Kaufmann (ualabi de cola de látigo), Hans Kummer (papión hamadrías), George B. Schaller (gorilas) y Glen E. Woolfenden (arrendajos de los matorrales de Florida). Elso S. Barghoorn, Leslie A. Garay y Rolla M. Tryon proporcionaron consejos sobre la descripción de la vegetación circundante. Los otros dibujos del libro fueron realizados por Joshua B. Clark, mientras que la mayor parte de gráficas y diagramas se deben a William G. Minty.

Algunos de los pasajes de este libro se han tomado íntegramente o bien con pocos cambios, de *The Insect Societies* de E. O. Wilson (Belknap Press of Harvard University Press, 1971); se incluyen también cortos pasajes de los capítulos 1, 3, 6, 8, 9, 13, 14, 16 y 17 de dicho libro y uno mucho más importante del capítulo 20, ofreciendo una breve revisión de los insectos sociales. Otros extractos se han obtenido de *A Primer of Population Biology*, de E. O. Wilson y W. H. Bossert (Sinauer Associates, 1971), y *Life on Earth* de E. O. Wilson y col. (Sinauer Associates, 1973). Las páginas 106-117 pertenecen a mi artículo «Group Selection and Its Significance for Ecology» (*BioScience*, vol. 23, pp. 631-638, 1973), copyright © 1973 by the President and Fellows of Harvard College. Otros pasajes son adaptaciones de varios artículos míos del *Bulletin of the Entomological Society of America* (vol. 19, pp. 20-22, 1973); *Science* (vol. 163, p. 1184, 1969; vol. 179, p. 466, 1973; copyright © 1969, 1973 by the American Association for the Advancement of Science); *Scientific American* (vol. 227, pp. 53-54, 1972); *Chemical Ecology* (E. Sondheimer y J. B. Simeone, eds. Academic Press, 1970); *Man and Beast: Comparative Social Behavior* (J. F. Eisenberg y W. S. Dillon, eds., Smithsonian Institution Press, 1970). Las citas del Bhagavad-Gita son de la traducción de Peter Pauper Press. Agradezco a los editores su permiso para reproducir estos extractos.

También desearía expresar mi gratitud a las siguientes agencias y personas por el permiso de reproducción de materiales de los que poseen el copyright: Academic Press, Inc.; Aldine Publishing Company; American Association for the Advancement of Science, representante de *Science; American Midland Naturalist; American Zoologist;* Annual Reviews, Inc.; Associated University Presses, Inc., representante de Bucknell University Press; Ballière Tindall, Ltd.; Professor George W. Barlow; Blackwell Scientific Publications, Ltd.; E. J. Brill Co.; Cambridge University Press; Dr. M. J. Coe; Cooper Ornithological Society, representante de *The Condor;* American Society of Ichthyologists and Herpetologist, representante de *Copeia;* Deutsche Ornithologen-Gesellschaft, representante de *Journal für Ornithologie;* Dr. Iain Douglas-Hamilton (Ph.D. thesis Oxford University); Dowden, Hutchinson y Ross, Inc.; Duke University Press y la Ecological Society of America, representante de *Ecology;* Dr. Mary Jane West Eberhard; Professor Thomas Eisner; *Evolution;* Dr. W. Faber; W. H. Freeman and Company, representante de *Scientific American;* Gustav Fischer Verlag; Harper and Row, Publishers, Inc., representante de *Psychosomatic Medicine;* Dr. Charles S. Henry; the Herpetologists' League, representante de *Herpetologica;* Holt, Rinehart and Winston, Inc.; Dr. J. A. R. A. M. van Hooff; Houghton Mifflin Company; Indiana University Press; *Journal of Mammalogy;* Dr. Heinrich Kutter; Professor James E. Lloyd; Macmillan Publishing Company, Inc.; Professor Peter Marler; McGraw-Hill Book Company; Masson et Cie representante de *Insectes Sociaux;* Dr. L. David Mech; Methuen and Co., Ltd.; Museum of Zoology, University of Michigan; Dr. Eugene L. Nakamura; *Nature*, for Macmillan (Journals), Ltd.; Professor Charles Noirot; Pergamon Press, Inc.; Professor Donald W. Pfaff; Professor Daniel Otte; Plenum Publishing Corporation; *The Quarterly Review of Biology;* Dr. Katherine Ralls; Random House, Inc.; Professor Carl W. Rettenmeyer; the Royal Society, London; *Science Journal;* Dr. Neal G. Smith; Springer-Verlag New York, Inc.; Dr. Robert Stumper; University of California Press; The University of Chicago Press, including representation of *The American Naturalist;* Walter de Gruyter and Co.; Dr. Peter Weygoldt; Professor W. Wickler; John Wiley and Sons, Inc.; Worth Publishers, Inc.; The Zoological Society of London, representante de *Journal of Zoology;* Zoologischer Gärten Köln (Aktiengesellschaft).

Finalmente, muchas de mis investigaciones personales reseñadas en este libro han recibido la ayuda constante de la Natural Science Foundation durante los últimos dieciséis años. Justo es reconocer que sin esta generosa ayuda pública, esta síntesis jamás hubiese podido llevarse a cabo.

E. O. W.

Cambridge, Massachusetts

Índice de materias

PARTE II

MECANISMOS SOCIALES 134

SOCIOBIOLOGÍA
la nueva síntesis

Parte I

EVOLUCIÓN SOCIAL

Capítulo 1

La moralidad del gen

Dijo Camus que la única cuestión seria es el suicidio. Esto es un error incluso en el sentido estricto en que fue dicho. El biólogo, interesado en problemas de fisiología e historia de la evolución, se da cuenta de que el conocimiento de sí mismo está forzado y condicionado por los centros emocionales de control situados en el hipotálamo y el sistema límbico del cerebro. Estos centros llenan nuestro consciente con todas las emociones (odio, amor, culpabilidad, miedo, etc.) estudiadas por los filósofos de la Ética que deseaban intuir los modelos del bien y del mal. Así pues, lo que nos vemos forzados a preguntar es ¿qué originó los sistemas hipotalámico y límbico? La respuesta es: evolucionaron por selección natural. Esta simple afirmación biológica debe estudiarse con profundidad para entender a la Ética y a sus estudiosos, así como quizás a la Epistemología y los epistemólogos. La propia existencia, o el suicidio que la concluye, no constituyen el problema central de la Filosofía. El complejo hipotalámico-límbico niega automáticamente esta reducción lógica, contrarrestándola con sentimientos de culpabilidad y altruismo. En este sentido, los centros de control emocional del filósofo son más inteligentes que su consciente solipsista, pues «saben» que en el tiempo evolutivo el organismo individual cuenta muy poco. En un sentido darwiniano, el organismo no vive por sí mismo. Su función primordial ni siquiera es reproducir otros organismos; reproduce genes y sirve para su transporte temporal. Cada organismo generado por reproducción sexual es único, un subconjunto accidental de todos los genes que constituyen la especie. La selección natural es el proceso mediante el que ciertos genes preponderan en las generaciones siguientes sobre otros genes situados en la misma posición del cromosoma. Cuando nuevas células sexuales se producen en cada generación, los genes ganadores son separados y reunidos de nuevo para producir nuevos organismos que, por lo regular, contienen mayor proporción de los mismos genes. Pero el organismo individual es sólo un vehículo, parte de un complicado mecanismo para conservarlos y propagarlos con la mínima perturbación bioquímica. El famoso aforismo de Samuel Butler respecto a que la gallina es sólo el sistema que tiene un huevo de hacer otro huevo, ha sido modificado; el organismo es el sistema que tiene el DNA para fabricar más DNA. Más aún, el hipotálamo y el sistema límbico están ingeniados para perpetuar el DNA.

Así pues, en el proceso de selección natural, cualquier mecanismo que inserte una proporción mayor de ciertos genes en generaciones subsiguientes llegará a caracterizar a las especies. Una clase de tales mecanismos favorece la prolongación de la supervivencia individual. La otra favorece superiores condiciones de apareamiento y el cuidado de la prole resultante. Cuando el organismo añade un comportamiento social más complejo a las técnicas de reproducción de los genes, el altruismo se incrementa y aparece, a la larga, de forma exagerada. Esto nos lleva al centro del problema teórico de la Sociobiología: ¿cómo puede el altruismo, que por definición merma el éxito individual, desarrollarse por selección natural? La contestación es por parentesco: si los genes causantes del altruismo son com-

partidos por dos organismos a causa de una ascendencia común y si el acto altruista de un organismo aumenta la contribución conjunta de estos genes a la próxima generación, la propensión al altruismo se propagará al sustrato génico. Esto ocurre aunque el altruista haga menos de una solitaria contribución al sustrato genético que el precio de su acto de altruismo.

A su propia pregunta de «¿Puede el absurdo dictar la muerte?» Camus contestó que la lucha hacia la cumbre bastaba para llenar el corazón de un hombre. Este árido juicio es probablemente, cierto, pero tiene poco sentido si no se examina detenidamente a la luz de la teoría de la Evolución. El complejo hipotalámico-límbico de las especies altamente sociales «sabe», o más exactamente, está programado para actuar como si lo supiera, que sus genes principales proliferarán al máximo sólo si coordina las reacciones de comportamiento que dan juego a una eficaz mezcla de supervivencia personal, de reproducción y de altruismo. En consecuencia, los centros del complejo gravan con ambivalencias la mente consciente, siempre que el organismo encuentre situaciones de tensión. El amor se une con el odio; la agresión con el miedo; la expansión con el retraimiento y así sucesivamente, con mezclas no para favorecer la felicidad y la supervivencia del individuo, sino para favorecer una máxima transmisión de genes controladores.

Las ambivalencias brotan de las presiones contrarrestantes sobre las unidades de la selección natural. Sus consecuencias genéticas serán estudiadas más adelante. De momento, basta hacer notar que, lo que es bueno para el individuo puede ser destructivo para la familia; lo que salvaguarda la familia puede ser duro para el individuo y para la tribu a que pertenece esta familia; lo que favorece a la tribu puede debilitar la familia y destruir al individuo, pudiendo así ascenderse hasta las permutaciones de los niveles de organización. Los impedimentos a la selección de estas diferentes unidades desembocarán en el hecho de que ciertos genes se multiplicarán y fijarán, otros se perderán y que combinaciones de otros genes se mantendrán en proporciones estáticas. De acuerdo con esta teoría, algunos genes producirán estados emocionales que reflejen el balance de las fuerzas contrarrestantes de la selección a distintos niveles.

He planteado un problema de ética para señalar la esencia de la Sociobiología. La Sociobiología se define como el estudio sistemático de las bases biológicas de todo comportamiento social. De momento, centra su interés en sociedades animales, su población y estructuras, castas y comunicaciones, conjuntamente con toda la fisiología que subraya las adaptaciones sociales. Pero esta disciplina también está interesada en el comportamiento social del hombre primitivo y en sus características de adaptación y organización dentro de las sociedades humanas contemporáneas más primitivas. La Sociología, en sentido estricto, es el estudio de las sociedades humanas en todos los niveles de complejidad y aún constituye un ente separado de la Sociobiología a causa de su enfoque primordialmente estructuralista y no genético. Intenta explicar el comportamiento humano principalmente a partir de descripciones empíricas de fenotipos extremos y por pura intuición, sin referirse a las aclaraciones que nos proporciona la Evolución en el sentido auténticamente genético. Está más acertada, en la medida que la Taxonomía y la Ecología descriptivas lo están, al proporcionar una descripción detallada de un fenómeno concreto y demostrar correlaciones de primer orden con las características del medio ambiente. De todos modos, tanto la Taxonomía como la Ecología han sido remodeladas por completo en los últimos cuarenta años, integrándose en la teoría evolutiva neo-darwinista (la «Síntesis Moderna», como se denomina frecuentemente), donde cada fenómeno se mide por su significado adaptativo relacionándose entonces con los principios básicos de la Genética de poblaciones. Quizás no sea muy aventurado decir que la Sociología y otras ciencias sociales, además de las Humanidades, son las últimas ramas de la Biología que esperan ser incluidas en la Síntesis Moderna. Una de las funciones de la Sociobiología es pues, estructurar los fundamentos de las ciencias sociales de forma que sean incluidas en dicha Síntesis. Queda por ver si las ciencias sociales pueden ser realmente incorporadas a la Biología por este sistema.

Este libro intenta codificar la Sociobiología en una rama de la Biología evolutiva y, particularmente, de la Biología de poblaciones moderna. Opino que el tema presenta una adecuada riqueza de detalles y un cúmulo de conceptos independientes como para equipararse con disciplinas tales como la Biología molecular y la Biología del desarrollo. En el pasado, su evolución se vio frenada por identificársela con la Etología y la Fisiología del comportamiento. Según el punto de vista presentado aquí, la nueva Sociobiología debería componerse de partes aproximadamente iguales de Zoología de invertebrados, de vertebrados y de Biología de poblaciones. En la figura 1-1 puede observarse el esquema con el que di punto final a *The Insect Societies*, sugiriendo cómo puede llegarse a esta amalgama. Los biólogos se han interesado en grado sumo por las comparaciones entre sociedades de invertebrados, especialmente insectos, y las de vertebrados. Han soñado con identificar las propiedades comunes de unidades tan dispares de forma que proporcionaran conocimientos de todos los aspectos de la Evolución social, incluido el hombre. La meta puede explicarse, en términos actuales, del siguiente modo: cuando se unan los mismos parámetros y las mismas teorías cuantitativas para analizar, al mismo tiempo, colonias de termes y grupos de macacos rhesus, habremos unificado la ciencia de la Sociobiología. Esta puede parecer una labor difícil o imposible. Sin embargo, al progresar en mis estudios he notado con creciente interés las similitudes funcionales entre sociedades de invertebrados y sociedades de vertebrados, mientras que me han impresionado menos las diferencias estructurales que a simple vista parezcan tender un inmenso abismo entre ellas. Consideremos por un momento los termes y los monos. Ambos constituyen grupos cooperativos que ocupan territorios. Los miembros del grupo se comunican el hambre, la alarma, la hostilidad, la conciencia de casta y el status reproductivo entre ellos, por medio de señales no sintácticas del orden de 10 a 100. Los



Figura 1-1

Conexiones que pueden efectuarse entre los estudios filogenéticos, Ecología y Sociobiología.

individuos son intensamente conscientes de la diferencia entre miembros del mismo grupo y de los forasteros. El parentesco juega un papel importante en la estructura del grupo y probablemente sirvió, en un principio, de principal fuerza generadora de la sociedad. En ambas sociedades hay una bien delimitada división del trabajo, aunque en la de insectos haya una componente de reproducción mucho mayor. Los detalles de organización se han desarrollado mediante un proceso de optimización evolutiva de precisión desconocida, durante el cual se confirió una cantidad adicional de aptitud a individuos con tendencias cooperativas, al menos hacia parientes. Los frutos de las tendencias cooperativas dependen de las condiciones concretas del ambiente y son asequibles solamente a una minoría de especies animales en el transcurso de su evolución.

Esta comparación puede parecer superficial, pero de una simplificación tan deliberada es de donde arranca una teoría general. La formulación de una teoría en Sociobiología constituye, en mi opinión, uno de los grandes problemas de la Biología que merecen estudio en los próximos veinte o treinta años. Los prolegómenos de la figura 1-1 dejan adivinar, en parte, las futuras líneas generales y algunas de las direcciones que seguramente tomará la investigación del comportamiento animal. El precepto central es que, la evolución del comportamiento social sólo puede entenderse en su totalidad a través de la comprensión, primero, de la Demografía, que proporciona información vital concerniente al crecimiento de las poblaciones y a la estructura por edades, y segundo, de la estructura genética de las poblaciones que nos dice lo necesario sobre el tamaño efectivo de las poblaciones en sentido genético, el coeficiente de relación dentro de las sociedades y la cantidad de flujo genético entre ellas. La meta principal de una teoría general en Sociobiología debería ser la capacidad de predecir las características de la organización social, a partir del cono-

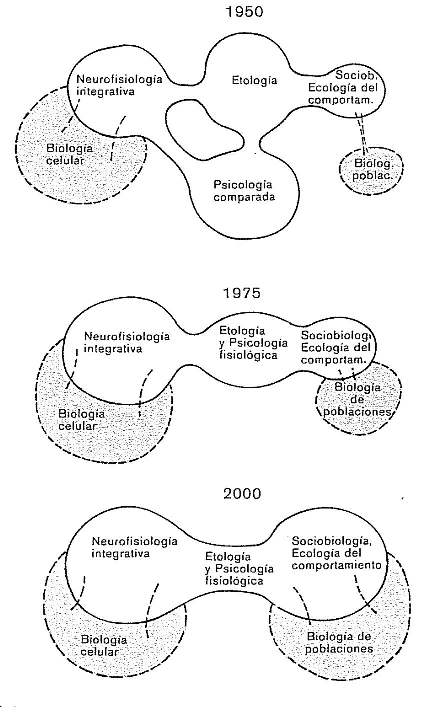


Figura 1-2

Concepción subjetiva del número relativo de ideas en varias disciplinas de y adyacentes a la Biología del comportamiento, en el momento actual y como podrían ser en el futuro.

cimiento de los parámetros de esta población combinados con la información acerca de los condicionantes del comportamiento impuesto por la constitución genética de las especies, siendo una tarea eventualmente primordial de la Ecología evolutiva el derivar los parámetros de la población a partir del conocimiento de la historia evolutiva de las especies, así como del ambiente en que se desarrolló el segmento más reciente de su historia. El rasgo más importante del prolegómeno es la relación secuencial entre los estudios evolutivos, Ecología, Biología de poblaciones y Sociobiología.

De todos modos, al acentuar la impermeabilidad de esta secuencia no quiero subestimar la relación filial que la Sociobiología ha tenido en el pasado con el resto de la Biología del comportamiento. Aunque tradicionalmente se hable de Biología del comportamiento como si de un solo tema se tratase, están emergiendo ahora dos disciplinas diferenciadas, la una centrada en la Neurofisiología y la otra en la Sociobiología. El saber convencional habla también de Etología, que es el estudio naturalista de patrones completos de comportamiento animal, y su compañera, la Psicología comparada, como los campos de unión de la Biología del comportamiento. No es así; ambas están condenadas a ser absorbidas por la Neurofisiología y la Fisiología sensorial de un lado, y por la Sociobiología y la Ecología del comportamiento de otro (véase la figura 1-2).

Espero que los especialistas en Etología y Psicología no se ofendan por esta visión de futuro de la Biología del comportamiento. Parece lo más indicado tanto por la extrapolación de acontecimientos actuales como por la consideración de la relación lógica que la Biología del comportamiento tiene con el resto de las ciencias. Parece claro que en el futuro no puede seguirse con la terminología «ad hoc», los modelos primitivos y los esquemas de curvas que caracterizan la mayor parte de la Etología contemporánea y la Psicología comparativa. Muchas formas de comportamiento animal serán inevitablemente explicados dentro del marco, primero, de la Neurofisiología integrada, que clasifica neuronas y reconstruye sus circuitos, y segundo, de la Fisiología sensorial, que intenta caracterizar los transductores celulares a nivel molecular. La Endocrinología seguirá jugando un papel periférico, pues está interesada en los mecanismos primitivos de armonización de la actividad nerviosa. Para pasar de este nivel y alcanzar la próxima y más marcada disciplina, tenemos que llegar hasta la sociedad y la población. No sólo los fenómenos están mejor descritos por las familias de modelos distintos de los de la Biología molecular y celular, sino que además las explicaciones son mucho más evolutivas. No debe haber nada sorprendente en esta distribución. Sólo es un reflejo de la división principal que separa los dos grandes sectores de la Biología evolutiva y de la Biología funcional. Como dijo Lewontin con razón (1972a): «La selección natural de los estados del carácter, en sí mismos, es la esencia del darwinismo. Todo lo demás es Biología molecular».

Capítulo 2

Conceptos elementales de Sociobiología

Los genes, al igual que las mónadas de Leibnitz, no tienen ventanas; las propiedades más importantes de la vida son repentinas. Para especificar una célula completa, nos vemos obligados a proporcionar no sólo las secuencias de nucleótidos, sino también la identidad y configuración de otros tipos de moléculas situadas dentro y alrededor de esta célula. Para especificar un organismo se requiere aún más información acerca de las propiedades de las células y su disposición espacial. Una vez acoplados, los organismos no tienen ventanas. Una sociedad sólo puede describirse como un conjunto de organismos particulares, y aun entonces, es difícil extrapolar la actividad común de este grupo a partir del instante de la especificación, o sea, predecir el comportamiento social. Por citar un ejemplo concreto, Maslow (1936) halló que las relaciones dominantes de un grupo de macacos rhesus no pueden predecirse a partir de las interacciones de sus miembros, en caso de que estos se hallen apareados. Los macacos rhesus, igual que otros primates superiores, se ven muy afectados por el medio ambiente social (un individuo aislado empujará repetidas veces una palanca por la sola recompensa de ver a otro mono (Butler, 1954). Además, este comportamiento está supeditado a interacciones de orden superior. En la lucha por la dominación, los monos forman coaliciones, por lo que un individuo desciende de categoría en caso de faltarle sus aliados. Un macho de segunda categoría, por ejemplo, puede deber su posición a uno viejo o a la ayuda de uno o más compañeros próximos (Hall y DeVore, 1965; Varley y Symmes, 1966). Tales coaliciones no pueden predecirse a partir del resultado de los encuentros de las parejas y, mucho menos, por el comportamiento de un individuo aislado.

El reconocimiento y estudio de las propiedades nacientes es una tendencia natural, por evolución creadora, a constituir conjuntos superiores a la suma de sus componentes. Esto fue al principio objeto de acaloradas discusiones filosóficas entre científicos como Lloyd Morgan (1922) y W. M. Wheeler (1927), pero más tarde, durante los años 1940 y 1950, se eclipsó temporalmente gracias al triunfal reduccionismo de la Biología molecular. El nuevo holismo es, por naturaleza, mucho más cuantitativo, suplantando la intuición de las viejas teorías con modelos matemáticos. A diferencia del viejo, no se para en retrospecciones filosóficas, sino que expone suposiciones explícitas y las ofrece en forma de modelos matemáticos que pueden utilizarse para comprobar su validez. En los siguientes capítulos examinaremos varias de las propiedades que van apareciendo en las sociedades y que por tanto merecen tratamiento y lenguaje especial. Empezaremos con una revisión sencilla y didáctica de diversas definiciones básicas, algunas generales para la Biología y otras peculiares de la Sociobiología.

Sociedad: grupo de individuos pertenecientes a la misma especie y organizados cooperativamente. Los términos *sociedad* y *social* deben ser ampliamente definidos en orden a prevenir la exclusión de muchos fenómenos interesantes. Semejante exclusión causaría confusión en las subsiguientes discusiones

comparativas de la Sociobiología. La comunicación recíproca de orden cooperativo que trasciende a la mera actividad sexual, es el criterio intuitivo esencial de una sociedad. Así pues, es difícil pensar en el huevo de un pájaro o, incluso en la larva de una abeja sellada en su celda, como miembros de la sociedad que los ha producido, aun cuando funcionen como verdaderos miembros de esta sociedad en otras etapas de su desarrollo. Tampoco se debe considerar un simple conjunto de organismos, en el caso de un enjambre de machos en celo, como una verdadera sociedad. A menudo son atraídos mutuamente por un estímulo común, pero si no obran mutuamente de ninguna otra forma parece excesivo referirse a ellos con otro término que no sea el de agrupación. Con el mismo criterio, una pareja de animales que están simplemente cortejando o un grupo de machos que luchan por motivos territoriales pueden calificarse como sociedad en el sentido más amplio de la palabra, pero sólo al precio de diluir la expresión del vocablo hasta el punto de que resulte inútil. Pero las agrupaciones, el comportamiento sexual y la limitación territorial son *propiedades* importantes de las verdaderas sociedades y es correcta la denominación que se les da de comportamiento social. Bandadas de pájaros, manadas de lobos y nubes de langostas constituyen buenos ejemplos de verdaderas sociedades elementales. También lo son padres e hijos, si se comunican entre sí. Este último ejemplo extremo puede parecer trivial al principio, pero en realidad, las relaciones recíprocas padres-hijos son a menudo complejas y sirven a multitud de funciones. Además, en muchos grupos de organismos, desde los insectos sociales hasta los primates, las sociedades más avanzadas parecen haberse desarrollado a partir de unidades familiares. Otra manera de definir las sociedades es delimitando grupos concretos. Ya que el lazo de unión de la sociedad es sólo y exclusivamente la comunicación, sus fronteras pueden definirse en términos de disminución de la comunicación. Altmann (1965) se ha referido a este aspecto del siguiente modo: «Una sociedad... es un conjunto de individuos específicamente idénticos y socialmente intercomunicantes que están cercados por fronteras de mucha menor comunicación».

La definición de sociedad como grupo cooperativo de organismos específicamente idénticos es casi la misma utilizada ya por autores como Alverdes (1927), Allee (1931) y Darling (1938). De todos modos ha existido siempre ambigüedad sobre el punto de separación, o para ser más precisos, el nivel de organización en que cesamos de referirnos al grupo como sociedad y empezamos a catalogarlo como agrupación o población no social.

Agregación: grupo de individuos de la misma especie constituido por más de una pareja o familia, reunidos en un mismo lugar pero que no están internamente organizados ni tienen comportamiento cooperativo. Las reuniones invernales de serpientes de cascabel y de mariquitas, por ejemplo, pueden proporcionar mayor protección a sus miembros, pero a no ser que estén organizados por otro comportamiento que no sea la mutua atracción, están mejor clasificados como agregaciones que como verdaderas sociedades. Investigadores del comportamiento de los peces en el 11th International Ethological Congress de Rennes, Francia, recomendaron la adopción oficial de esta distinción entre una asociación y un banco de peces (Shaw, 1970). De todas maneras, especificaron además que una agregación es un grupo cuyos miembros se reúnen por factores extrínsecos más que por atracción social. Esta addenda me parece a mi gratuita y de un matiz difícil de llevar a la práctica.

Colonia: este término, en sentido estrictamente biológico, designa a una sociedad de organismos que están altamente integrados, ya por unión física, ya por división en zooides especializados o castas, o por ambas. En las descripciones vernáculas, e incluso en algunas descripciones técnicas, una colonia puede significar casi cualquier grupo de organismos, especialmente si están fijos en una misma localidad. No obstante, en Sociobiología la palabra está limitada a sociedades de insectos sociales, junto con las masas fuertemente integradas de esponjas, sifonóforos, briozoos y otros invertebrados «coloniales».

Individuo: cualquier organismo físicamente distinguible. Aunque meditando esta definición de individuo puede parecer como una pérdida de tiempo, en realidad constituye un problema filosófico fundamental. Por ejemplo, G. C. Williams (1966a) ha sugerido que, desde el punto de vista de la teoría evolutiva, el concepto de individuo presupone unicidad genética. Esta recomendación olvida a los gemelos idénticos, que deben ser tratados como entidades separadas incluso por el teórico más objetivo. Williams, en su definición, como muchos otros antes que él, estaba interesado en aclarar el status de los zooides clonales de los sifonóforos y otras colonias de invertebrados, algunos de los cuales se han reducido, por evolución, al estado de órganos accesorios que se unen a otros organismos más completos. La distinción entre individuo y colonia puede ser extremadamente difícil en el caso de las esponjas (Hartman y Reiswig, 1971). En formas «solitarias» como *Sycon*, cada organismo presenta un solo ósculo terminal. El agua pasa a través de los poros exhalantes después de haberse vaciado de oxígeno y alimentos. Así pues, en las esponjas coloniales parecen ser los ósculos los mejores marcadores de organismos individuales. En cambio, en las colonias de especies incrustantes, los canales exteriores de los sistemas adyacentes hídricos están juntos, con lo que el agua que mana de las cámaras puede ser capturada por cualquiera de los sistemas de irrigación. Como resultado, es muy difícil por no decir imposible el trazar un plano aplicable a un ósculo determinado, así que es prácticamente imposible hacer una distinción clara entre individuos. Además, algunas colonias bombean el agua de forma rítmica, por lo que en este sentido la esponja entera se comporta como si fuera un solo individuo.

Grupo: conjunto de organismos que pertenecen a la misma especie, que permanecen juntos por un período de tiempo y que tienen una interacción entre ellos mucho mayor que con otros organismos específicamente idénticos. La palabra *grupo* se utiliza pues con la mayor flexibilidad para designar cualquier

agregación o tipo de una sociedad o subconjunto de la misma. La expresión es especialmente útil para dar cabida a descripciones de ciertas sociedades de primates con niveles jerárquicos de organización basadas en subconjuntos de individuos pertenecientes a una única y gran congregación. Aquí, por ejemplo, está la jerarquía de grupos reconocidos por Kummer (1968) en su estudio sobre papiones hamadrías:

Tropa: grupo numeroso que se reúne bajo la protección de una peña para dormir, consistente en una o más bandas que se ayudan mutuamente avisándose y defendiéndose contra los depredadores.
Banda: grupo encabezado por uno o más machos que se mantiene aparte durante las incursiones para la búsqueda de alimentos y que, ocasionalmente, lucha con otras cuadrillas (la cuadrilla puede escindirse en uno o más equipos de dos machos, la unidad definida a continuación).
Equipos de dos machos: un macho viejo y otro joven, este último inicialmente en el papel de «aprendiz»; ambos trabajan muy unidos pero mantienen sus propios harenes y prole.
Unidad de un solo macho: uno de los dos machos anteriores, con su familia.

Claramente, ningún conjunto de papiones hamadrías es «la» sociedad. El problema de designar una unidad social mediante un criterio fijo se hace aún más acuciante cuando se analiza la rápida formación, desintegración y reforma de *grupos casuales* o *subgrupos* (Cohen, 1971), ejemplos de los cuales incluyen grupos de monos que se asean, hormigas regurgitantes y los asistentes a un guateque. En muchos de estos casos, ni siquiera puede definirse claramente una jerarquía de grupos.

A pesar de todo, la ambigüedad de la expresión *grupo* es idónea cuando la naturaleza de la organización es todavía desconocida o no existe ningún deseo de especificarla. En este contexto podemos permitirnos el uso de términos cinegéticos (Lipton, 1968) que pertenecen exclusivamente a la taxonomía y no proporcionan información sobre la organización social. De origen casi todas en el medioevo, muchas de estas palabras aún son de uso corriente, mientras que otras son solamente divertidas reliquias; banco de peces, horda de leones, enjambre de abejas, cuadrilla de alces, jauría de lobos, piara de cerdos, rebaño de ovejas, hato de bueyes, manada de antílopes, bandada de garzas, etc. No hay razón por la que estos términos no puedan emplearse donde sea útil, incluso en descripciones técnicas del comportamiento.

Población: conjunto de organismos pertenecientes a la misma especie que ocupan un área claramente limitada en un momento dado. Esta unidad, la más básica pero también una de las empleadas con menor precisión en Biología evolutiva, está definida en términos de continuidad genética. En los casos de organismos con reproducción sexual, la población es un conjunto de organismos geográficamente delimitados, capaces de reproducirse entre ellos en condiciones normales. Una población especial usada por los constructores de modelos es el *deme,* o sea, el conjunto más pequeño de organismos en que la procreación se da libremente. El deme ideal es panmíctico, es decir, sus miembros se reproducen completamente al azar. Dicho de otra forma, panmixia significa que cada macho sexualmente adulto puede procrear indistintamente con cualquier hembra en las mismas condiciones, dentro del límite del deme. Aunque no es fácil de conseguir en forma absoluta en la naturaleza, principalmente en organismos sociales, la panmixia es una suposición simplista importante hecha muchas veces en la teoría cuantitativa elemental.

En sistemas de reproducción sexual, incluyendo la gran mayoría de organismos sociales, una especie es una población o un conjunto de poblaciones donde los individuos pueden procrear libremente bajo condiciones naturales (normales). Por definición, los miembros de una especie no procrean libremente con los de otra, aunque estén estrechamente emparentados genéticamente. La existencia de condiciones naturales es una parte básica de la definición de especie. Para establecer el límite de una especie no basta con probar que los genes de dos o más poblaciones puedan intercambiarse bajo condiciones experimentales. Debe demostrarse que la población procrea plenamente en estado de libertad. Como ejemplo, consideremos un caso corriente con algunas implicaciones sorprendentes. Los leones *(Panthera leo)* y los tigres *(Panthera tigris)* son, genéticamente, parientes próximos, a pesar de las marcadas diferencias físicas externas. Se les cruza a veces en los zoológicos para producir híbridos llamados «tiglones» (si el padre es un tigre) y «legres» (si el padre es un león). Pero este logro del zoólogo no demuestra que pertenezcan a la misma especie. La habilidad de hibridizar en un medio ambiente propicio para el experimento puede decirse que es una condición necesaria bajo el punto de vista de especie biológica, pero no basta. Lo importante es ver si se cruzan libremente ambas especies en estado salvaje. Leones y tigres coexistieron a lo largo de toda la India hasta 1800, aproximadamente, cuando los leones disminuyeron aún más rápidamente que los tigres debido a las cacerías intensivas y al deterioro del medio ambiente: Actualmente, los leones están casi extinguidos, quedando sólo unos cuantos centenares en la selva de Gir, estado de Gujurat. No cabe ninguna duda que los leones y tigres estaban totalmente aislados para la procreación durante su coexistencia, pues jamás se han hallado tiglones o legres en la India. Supongamos que los leones y los tigres, en condiciones experimentales, se hubieran mostrado estériles. Tal hecho pudiera haberse interpretado como que son especies diferentes y esta misma condición también se cumpliría en estado salvaje. Pero la evidencia contraria no significa nada, pues muchos otros mecanismos genéticos aparte de la esterilidad pueden (y obviamente así sucede) ponerse en acción para aislarlos en su estado natural. Realmente, leones y tigres son muy distintos en cuanto a comportamiento y preferencias de morada. El león es más social,

vive en grupos reducidos y prefiere el campo abierto. El tigre es solitario y se encuentra más fácilmente en regiones selváticas pobladas de árboles. Estas diferencias entre especies, que casi con toda seguridad tienen una base genética, pueden ser suficientemente importantes como para explicar la ausencia de hibridación.

Nos referiremos a *raza geográfica* o *subespecie* cuando se trate de una población que se diferencie sensiblemente de otras poblaciones pertenecientes a la misma especie. Las subespecies están separadas de otras mediante barreras espaciales y geográficas, en contra de los mecanismos intrínsecamente aislantes de base genética que mantienen separadas las especies. Las subespecies, en tanto en cuanto puedan ser distinguidas con cierta objetividad, muestran todos los grados de diferenciación de otras subespecies. En un extremo están las poblaciones que caen en una *clina* o gradiente simple de las variaciones geográficas en un carácter dado. Dicho de otra forma, un carácter que varía según un modelo clinal es el que cambia gradualmente a lo largo de una parte sustancial de toda la distribución de la especie. En el extremo opuesto están las subespecies consistentes en poblaciones fácilmente diferenciables y que se distinguen unas de otras merced a numerosos rasgos genéticos, intercambiando genes a través de una estrecha zona de intergradación.

El obstáculo principal para tratar a una población como una unidad que se extienda dentro de la Sociobiología teórica, es la dificultad práctica de decidir cuales son los límites de una población concreta. Hay algunos casos extremos que, por razones especiales, no presentan dificultades. De los 200 a 800 individuos que constituyen la especie *Cyprinodon diabolis,* todos viven en una fuente termal de Devil's Hole (Hoyo del Diablo), Nevada. Cada año, las grullas americanas *(Grus americana)* existentes, aproximadamente unas 50, vuelan desde su territorio de cría en Canadá hasta su residencia invernal del Aransas National Wildlife Refuge, en Texas, donde son controladas hasta el último polluelo por los escrupulosos encargados de este refugio. Sin embargo, muy pocas poblaciones y menos aún especies, son tan limitadas. Por ejemplo, el gorila de montaña *(Gorilla gorilla beringei),* generalmente considerado como una subespecie del gorila de las tierras bajas, ocupa una extensión relativamente pequeña de terreno. Los aproximadamente 10 000 individuos que la componen han sido agrupados por Emlen y Schaller (1960) en alrededor de 60 poblaciones que ocupan entre 25 y 250 km^2 de una región montañosa en África Central. En el centro de esta distribución existe una extensa área donde la especie parece que está repartida de forma poco densa pero uniforme. En realidad, los límites reales de estas poblaciones son desconocidos, ya que no se sabe la proporción en que los gorilas se mueven de un área a otra para procrear. Expresando esto en lenguaje genético relativo a poblaciones, desconocemos el flujo de genes. Faltándonos este parámetro crucial, poco más podemos concertar sobre la estructura de la población de gorilas de la altiplanicie. El G. *gorilla beringei* no constituye un caso raro en este sentido. Al contrario, actualmente se conoce más que la gran mayoría de los 10 millones o más de especies y subespecies animales y vegetales vivientes.

¿Cuál es la relación entre población y sociedad? Aquí llegamos inesperadamente al punto principal de la Sociobiología teórica. La diferencia entre ambas categorías es, esencialmente, la siguiente: la población está cercada por una zona de brusca reducción en el flujo genético, mientras que la sociedad está cercada por una zona de brusca reducción en la comunicación. A menudo, las dos zonas son las mismas, ya que los lazos sociales tienden a fomentar el flujo genético entre los miembros de una misma sociedad, con exclusión de los desconocidos. Por ejemplo, estudios detallados de la esfera de actividad de los papiones amarillos *(Papio cynocephalus)* realizados por Stuart y Jeanne Altmann (1970) muestran que, en esta especie, sociedad y deme son esencialmente lo mismo. Los babuinos están organizados por jerarquías y son generalmente hostiles a los forasteros. El intercambio de genes tiene lugar entre tropas gracias a la emigración de machos subordinados que abandonan su tropa después de haber perdido en una riña por la posesión de una hembra en celo. Utilizando los datos de Altmann, Cohen (1969b) calculó que la tasa de emigración hacia una tropa numerosa era de $8{,}043 \times 10^{-3}$ individuos por grupo y por día, cantidad muy inferior en magnitud de la que se da entre subgrupos que pertenezcan a la misma tropa.

En especies de grupos abiertos, la relación entre la población y la sociedad puede ser mucho más compleja. El chimpancé *(Pan troglodytes)* nos proporciona un caso extremo de este tipo de organización, hecho que ha interesado y confundido hasta la fecha a todo investigador que haya estudiado extensivamente este campo (Reynolds y Reynolds, 1965; Reynolds, 1966; Goodall, 1965; Itani, 1966; Sugiyama, 1968, 1972; Izawa, 1970). Una población local de chimpancés es un nexo de tropas débilmente vinculadas, los miembros de las cuales se conocen mutuamente hasta cierto punto. Los miembros de la tropa cambian frecuentemente y sus habitantes se comportan de forma amistosa incluso con forasteros que penetran en el área. Parece pues que los límites de las relaciones personales y por tanto de la sociedad en el más amplio sentido de la definición, están fijados, o bien por la existencia de barreras físicas que impiden la migración de chimpancés, o bien por grandes distancias a causa de las cuales los contactos personales son demasiado tenues como para ser socialmente significativos. Sugiyama (1968) ha bautizado estas sociedades con el término «poblaciones regionales», pero es redundante (las poblaciones son generalmente definidas como regionales) y ambigua en referencia a otros usos biológicos de la unidad población. Una expresión más acertada sería la de *complejo de grupos,* o simplemente *grupo.* Se conocen grupos abiertos en algunas especies de hormigas, que incluyen a la hormiga argentina *Iridomyrmex humilis* y algunos miembros de *Pseudomyrmex, Crematogaster, Myrmica* y *Formica* (Wilson, 1971a). Las «colonias» ocupan lugares discretos, pero a diferencia de la gran mayoría de las otras especies de hormigas, intercam-

bian miembros libremente y aceptan otra vez a las reinas de cualquier sitio de la población local después de sus vuelos nupciales. He bautizado a estas poblaciones con el término «unicoloniales», para distinguirlas de las multicoloniales que presentan las hormigas y otros insectos sociales en su estado más general y primitivo.

Comunicación: acción por parte de un organismo (o célula) que altera la forma de conducta probable en otro organismo (o célula) de manera adaptativa. Esta definición se ajusta bien a nuestra comprensión intuitiva de la comunicación y al proceso por el cual este procedimiento es analizado matemáticamente (véase el capítulo 8).

Coordinación: interacción entre las unidades de un grupo de forma que el esfuerzo total del grupo se divide entre las unidades sin que ninguna de ellas asuma el mando. La coordinación puede verse influida por una unidad de grado jerárquico más alta, pero este control exterior no es esencial. La formación de un banco de peces, el intercambio de alimento líquido de las hormigas obreras y el cerco de la presa por una familia de leones, costituyen ejemplos de coordinación entre organismos del mismo nivel de organización.

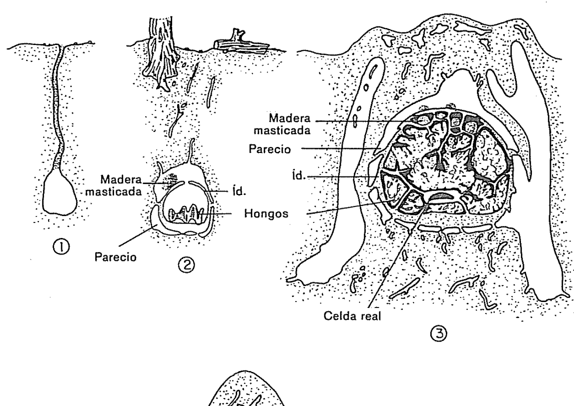
Jerarquía: en Sociobiología significa, corrientemente, la preponderancia de un miembro del grupo sobre otro, medida por la superioridad en encuentros agresivos y orden de acceso a la comida, a las hembras, a los lugares de descanso y a otros objetivos que favorezcan la supervivencia y el buen estado físico para la reproducción. Técnicamente, sólo se necesitan dos individuos para implantar esta jerarquía, pero son frecuentes las cadenas de muchos individuos en orden decreciente de dominancia. Generalizando, una jerarquía puede definirse sin referirnos a la dominación, como un sistema de dos o más unidades a distinto nivel donde los niveles superiores controlan, al menos hasta cierto punto, las actividades de los niveles inferiores, para que el grupo pueda llegar a la meta deseada (Mesarović y col.). Las jerarquías sin dominación son corrientes en las colonias de insectos y se producen en ciertas facetas del comportamiento de mamíferos sumamente coordinados, como los primates superiores y los cánidos sociales. Las sociedades animales más avanzadas están generalmente organizadas en uno, o como máximo, dos niveles jerárquicos y consisten en individuos estrechamente relacionados por relativamente pocas clases de vínculos sociales y señales de comunicación. En cambio, las sociedades humanas están organizadas en muchos niveles jerárquicos y se componen de numerosos individuos unidos por muchos y diversos vínculos, así como por un lenguaje extremadamente rico. Las sociedades humanas discrepan también de las animales por su tendencia a diferenciarse en subgrupos sumamente organizados (familias, clubs, comités, corporaciones, etc.) con miembros parcialmente coincidentes.

Regulación: en Biología es la coordinación de unidades para conseguir la conservación de una o más variables físicas o biológicas a un nivel constante. El resultado de esta regulación se denomina homeostasis. La forma más corriente de homeostasis es fisiológica: un organismo adecuadamente armonizado mantiene valores constantes de pH, con concentraciones de nutrientes disueltos y sales, con porciones de enzimas activos y orgánulos, etc., que están cerca de los valores óptimos para la supervivencia y la reproducción. Igual que una máquina ideada por el hombre, la homeostasis fisiológica se regula a sí misma por sistemas retroalimentadores que aumentan los valores de variables importantes cuando bajan de ciertos niveles y los disminuyen cuando rebasan otros valores. A un nivel superior, los insectos sociales muestran una marcada homeostasis en la regulación de la población de sus colonias, en las proporciones de casta y en el medio ambiente de sus nidos. Esta forma de conservación de una situación estable ha sido acertadamente descrita por Emerson (1956a) como homeostasis social. Un nivel todavía más alto de la regulación es la homeostasis genética, cuya definición es: resistencia automática de una población en desarrollo a la selección, que avanza a una proporción lo bastante rápida como para ocasionar serias interrupciones en la variabilidad genética (Lerner, 1954; Mayr, 1963).

EL EFECTO MULTIPLICADOR

La organización social es la clase de fenotipos más alejada de los genes. Está derivada conjuntamente del comportamiento de los individuos y de las propiedades demográficas de la población, propiedades altamente sintéticas. Un pequeño cambio evolutivo en la forma de comportamiento de unos individuos puede ampliarse hasta un efecto social máximo a causa de la distribución extensiblemente ascendente del efecto dentro de las múltiples facetas de la vida social. Consideremos, por ejemplo, las distintas organizaciones del papión oliva o perruno *(Papio anubis)* y del papión hamadrías *(P. hamadryas)*, ambos emparentados. Estas dos especies están tan genéticamente próximas que, comúnmente, se entrecruzan cuando sus dominios se imbrican, pudiendo clasificarse razonablemente tan solo como subespecies. Los machos hamadrías se distinguen por su actitud posesiva hacia la hembra, que es total y permanente, mientras que los machos oliva sólo intentan apropiarse de las hembras durante la época de celo. La diferencia es sólo de grado y casi no se notaría si nuestro interés estuviera centrado en cada especie a las actividades de un solo macho dominante y a su hembra. Sin embargo, este único rasgo basta para justificar las profundas diferencias en la estructura social que afectan al tamaño de las tropas, a las relaciones mutuas entre ellas y a las relaciones de los machos dentro de cada tropa (Kummer, 1971).

Efectos multiplicadores aún más fuertes son los que afectan a los insectos sociales. Los termes son notables por el hecho de que su diversidad de comportamiento sobrepasa, generalmente, la diversidad morfológica a nivel de especie (Noirot, 1958-1959). Únicamente por la estructura de los nidos pueden distinguirse las especies de termes superiores. Ciertas especies del género africano *Apicotermes*, por ejemplo, pueden distin-



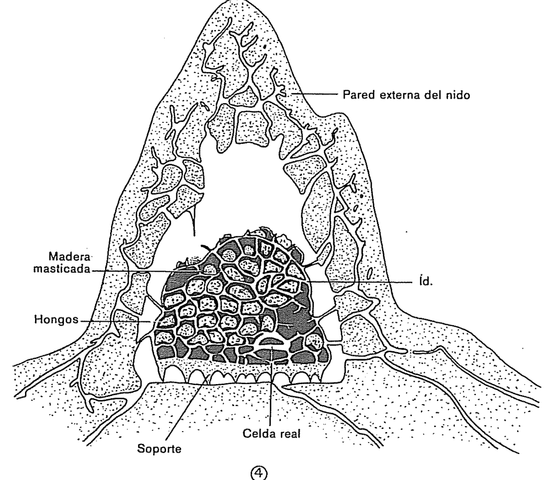


Figura 2-1
Desarrollo del nido en el termes africano cultivador de hongos Macrotermes bellicosus *a partir de una cámara inicial excavada por la pareja regia* (1), *a través de períodos intermedios de crecimiento a medida que las castas de obreras y soldados van siendo añadidas* (2, 3), *hasta llegar a la forma madura* (4). *La pared* (id.) *del cultivo de hongos (la* idioteca *de Grassé y Noirot) rodea a numerosas cámaras que contienen masas de madera finamente masticada que es usada como sustrato por los hongos simbióticos; el parecio es el espacio aéreo que rodea al cultivo de hongos. En la madurez, el nido puede elevarse hasta 5 m o más por encima del suelo y contener alrededor de 2 millones de habitantes. (De Wilson, 1971a; basado en Grassé y Noirot, 1958.)*

guirse más fácilmente de sus parientes más cercanos según este criterio, y hay un caso *(A. arquieri* versus *A. occultus)* donde el diagnóstico taxonómico se basa exclusivamente en el nido (Emerson, 1956b). Ejemplos análogos se han descubierto recientemente en la abeja halictina del género *Dialictus* (Knerer y Atwood, 1966) y en la avispa del género *Stenogaster* (Sakagami y Yoshikawa, 1968). Emerson (1938) fue el primero en indicar que tales variaciones en los detalles mínimos de la estructura del nido proporcionan una oportunidad de estudiar la evolución del instinto, pues cada nido es un producto congelado del comportamiento social que puede pesarse, medirse y analizarse geométricamente. Los nidos son, generalmente, muy complejos, incluso comparándolos con los vertebrados. El ejemplo extremo lo constituyen las inmensas estructuras erigidas por las *Macrotermes* y otros termes africanos cultivadores de hongos, (figura 2-1). La laberíntica estructura interna de estos termiteros ha sido diseñada en el transcurso de su evolución para dirigir una corriente de aire desde la plantación de hongos central, donde se calienta y eleva por convección, saliendo por un sistema periférico plano de cámaras capilares, donde se enfría gracias a la proximidad del aire exterior. En *Macrotermes natalensis,* la arquitectura es tan eficiente que la temperatura dentro de la plantación de hongos es de 30 °C, con variaciones de sólo un grado, mientras que la concentración de dióxido de carbono experimenta variaciones muy leves, de alrededor del 2,6 % (Lüscher, 1961). La construcción de termiteros y otros nidos de insectos sociales está coordinada con la percepción del trabajo previamente realizado, más que por comunicación directa. Aunque la mano de obra se renueve constantemente, la estructura del nido ya terminado determina, por su situación, altura, forma, y probablemente también por su olor, qué trabajo posterior se hará. Un ejemplo claro de este principio es la construcción de un único arco basal, como primer paso hacia la construcción de un criadero de hongos en el nido de *M. bellicosus.* Cuando obreras de esta especie son separadas del resto de la colonia e introducidas en un contenedor con algunos materiales de construcción consistentes en bolitas de barro y excrementos, primero cada una explora el contenedor. Seguidamente toman las bolitas, las transportan y las colocan en otro sitio aparentemente al azar. Aunque galerías mal acabadas empiecen a formarse, los termes, en su mayor parte, aún trabajan independientemente el uno del otro. Finalmente y como por casualidad, dos o tres bolitas quedan pegadas una encima de la otra. Esta pequeña estructura es mucho más atractiva para los termes que las bolas por sí solas. Empiezan rápidamente a añadir más bolitas y se forma una columna. Si esta columna es única en las cercanías, dejarán de construir al cabo de un rato. Si, por el contrario, hay otra columna cerca, los termes seguirán añadiendo bolitas y después de llegar a una cierta altura, tuercen la columna en dirección a la columna vecina. Cuando la punta de las dos columnas se une, el arco está terminado y las obreras se alejan.

Las obreras de *Macrotermes* dan la impresión de realizar

su extraordinaria hazaña mediante lo que los científicos llaman programación dinámica. A medida que finiquitan cada paso de la operación, comprueban el resultado y se activa y escoge el programa preciso para el próximo paso. Por tanto, no es preciso que ningún termes haga de capataz con los planos en la mano. Las oportunidades de que el efecto multiplicador opere en la evolución de semejante sistema son, obviamente, muy grandes. Una pequeña alteración en la reacción de los termes a una estructura determinada tenderá a amplificarse en el producto final. La magnitud de la diversidad en los nidos de termes es, probablemente, reflejo de un grado mucho más reducido de diversidad en los patrones individuales de comportamiento. Estos últimos patrones, con un análisis más profundo, pueden demostrar que no hay más diferencias que las características morfológicas por las que las diferentes especies de termes se distinguen.

Los efectos multiplicadores pueden acelerar la evolución social y todavía más cuando el comportamiento de un individuo está fuertemente influenciado por las particularidades de su experiencia social. Este proceso, llamado socialización, deviene más y más prominente a medida que se asciende, filogenéticamente, hacia especies más y más inteligentes, llegando a su máxima influencia en los primates superiores. Aunque la evidencia es aún en gran parte deductiva, la socialización parece ampliar las diferencias fenotípicas en las especies de primates. Como ejemplo, estúdiense los caminos divergentes de desarrollo del comportamiento social observados en papiones oliva jóvenes *(Papio anubis)* en contraposición a los langures (o hanomanes) de Nilgiri *(Presbytis johnii)* (Eimerl y DeVore, 1965; Poirier, 1972). Las crías del babuino permanecen cerca de su madre durante el primer mes de vida y ésta rechaza la aproximación de otras hembras. Pero después, al crecer la cría, se une libremente con los adultos. Incluso al acercarse los machos para estar junto al pequeño, deben hacerlo produciendo un chasquido con los labios en señal de conciliación. A partir de los nueve meses de edad, los babuinos machos pierden paulatinamente la protección materna, quien los rechaza con severidad creciente. Como resultado, se mezclan con otros miembros de la tropa más pronto y más libremente. La estructura del papión oliva es consecuente con este programa de socialización. Los machos y hembras adultos se mezclan libremente y los grupos periféricos de machos, así como los individuos solitarios, son raros o inexistentes. El desarrollo social de los langures está mucho más orientado por el sexo que el de los babuinos. La cría es confiada de buen grado a otras hembras, que se la pasan de una a otra. Pero tiene poco contacto con los machos adultos, que son ahuyentados en cuanto molestan al pequeño. Los machos jóvenes no empiezan a asociarse con los adultos hasta los 8 meses, mientras que las hembras no permiten el contacto hasta que empieza su actividad sexual, a la edad de tres años. Los machos jóvenes emplean la mayor parte de su tiempo libre jugando. A medida que el juego-lucha se hace más áspero y con necesidad de más sitio, tienden a quedarse en la periferia del grupo, distanciados de las crías y de los adultos. La sociedad de langures refleja esta forma de crianza segregada. Los machos y hembras adultos tienen tendencia a vivir separados. Son frecuentes los grupos de machos periféricos, que a menudo actúan agresivamente con los machos dominantes de la tropa en un intento de penetrar y cobrar ascendencia.

La socialización puede ampliar las variaciones en el comportamiento individual basadas en la genética, dentro de la misma tropa. El temperamento y la categoría de un primate superior se ven intensamente influenciados por sus experiencias infantiles con los mayores y su madre. Kawai (1958), en sus estudios con el macaco japonés *(Macaca fuscata)*, fue el primero en señalar que la posición de la madre en la escala de dominancia tiene una gran importancia en el status definitivo de la cría, y el resultado de tal observación se ha visto ampliamente confirmado por otros investigadores. Las tropas de macacos japoneses tienden a disponerse concéntricamente alrededor de los lugares donde están las provisiones proporcionadas por los investigadores, con los machos dominantes, hembras adultas, crías y menores en el centro, y menos adultos y machos de categoría inferior en la periferia. Un macho joven cuya madre sea una dominante de categoría superior, puede no tener que abandonar su puesto en el centro durante un período de exilio temporal, sino que ascenderá sin esfuerzo a la categorías de macho dominante, Ransom y Rowell (1972), describen una forma similar de influencia materna en los babuinos verdes. Mientras que tales actitudes de los primates tengan una base genética, y casi seguro que existe algún factor hereditario, las diferencias iniciales en las tendencias del desarrollo serán ampliadas hasta divergencias sorprendentes en los status y cargos que proporciona la estructura social.

EL MARCAPASOS EVOLUTIVO Y LA DERIVA SOCIAL

El efecto multiplicador, tanto si es de base puramente genética o está reforzado por la socialización u otras formas de enseñanza, hace del comportamiento la parte del fenotipo más propensa a cambiar por reacción a cambios a largo plazo en el ambiente. Por consiguiente, cuando la evolución afecta tanto a la estructura como al comportamiento, será este último el que cambie en primer lugar y luego, la estructura. En otras palabras, el comportamiento debe ser el marcapasos de la evolución. Esta es una vieja idea cuyas raíces se remontan, como mínimo, a la sexta edición de «*El origen de las especies*» de Darwin (1872) y al principio expresado por Anton Dohrn (1875) en *Funktionswechsel* (Variación de las funciones). Dohrn postuló que las funciones de un órgano retrospectivas y claramente expresadas en su comportamiento, cambian y se dicotomizan, según la experiencia del organismo, durante muchas generaciones. Los cambios en la estructura del órgano representan adaptaciones a estos cambios funcionales. Entre los zoólogos modernos, Wickler (1967a, b) ha sostenido explí-

citamente el mismo punto de vista con referencia al comportamiento, citando muchos ejemplos en pájaros y peces. Entre los peces tetraodontiformes, para tomar uno de los casos más claros y simples, algunas especies pueden hincharse tremendamente con agua o aire, como mecanismo protector contra los depredadores. En peces erizo jóvenes del género *Diodon*, las aletas medias desaparecen dentro de bolsas de piel que se doblan hacia dentro durante el período de hinchazón. El estado de hinchazón en el género diodóntico *Hyosphaera* se ha hecho irreversible, mientras que el pez globo, tetraodóntico, *Kanduka michiei*, no sólo está permanentemente hinchado sino que ha perdido su aleta dorsal y reducido la anal a una forma rudimentaria. También con frecuencia, el comportamiento social sirve de marcapasos evolutivo. Todo el proceso de ritualización, en el cual el comportamiento se transforma por evolución en un mecanismo más eficiente de señalización, implica típicamente un cambio de comportamiento seguido de alteraciones morfológicas que aumentan la visibilidad y las características del comportamiento.

La relativa labilidad del comportamiento lleva, inevitablemente, a la *deriva social*, divergencia aleatoria en el comportamiento y sistema de organización de sociedades o grupos de sociedades. El término *aleatorio* significa que las diferencias en el comportamiento no son resultado de una adaptación a condiciones particulares según las cuales, los hábitats de una sociedad difieren de los de otras sociedades. Si la divergencia tiene una base genética, la componente hereditaria de la deriva social es, simplemente, igual a la deriva genética, fenómeno evolutivo cuyo potencial ha sido investigado a fondo mediante los modelos convencionales matemáticos de la genética de poblaciones (véase capítulo 4). La componente de divergencia basada puramente en diferencias de experiencia puede referirse a la deriva tradicional (Burton, 1972). La cantidad de varianza dentro de una población de sociedades es la suma de las varianzas debidas a la deriva genética, deriva de la tradición y a su interacción. En cualquier caso particular, las componentes genética y tradicional serán difíciles de separar y de medir. Incluso si la alteración de la estructura social de un grupo se debe a un cambio en el comportamiento de un individuo clave, no podemos estar seguros de que este miembro no esté predispuesto al acto por una capacidad distintiva o por un temperamento conferido por un particular conjunto de genes. Y entonces ¿cómo pueden estimarse las contribuciones relativas de la componente genética? Burton ha descrito un ejemplo de deriva social en la población gibraltareña de monos berberiscos *(Macaca sylvanus)* que sugiere que pueda deberse a la deriva tradicional. A finales de los años 40, las crías eran cuidadas tanto por hembras adultas, particularmente parientes de la madre, como por machos igualmente adultos. Actualmente, las crías son confiadas, principalmente, a los machos adultos, quienes las usan como mecanismos de conciliación en las interacciones con otros machos. En los años 40, la población de Gibraltar se componía de dos razas; los monos descendientes de la población primitiva que ocupaban la zona antes de la Segunda Guerra Mundial, y los que descendían de las importaciones efectuadas al objeto de afianzar la población. La población resultante de esta mezcla probablemente presentaba una mayor variabilidad genética y estaba en situación de evolucionar hasta un grado limitado en pocas generaciones, pero es imposible juzgar la extensión en que se produjo la evolución e influenció el rasgo de comportamiento en cuestión. Esto puede aplicarse igualmente a las famosas innovaciones culturales del macaco japonés *(M. fuscata)* de la isla de Koshima. A la edad de 18 meses, la mona «genial» Imo inventó el lavado de patatas en el mar, arte que entonces se extendió a toda la tropa de Koshima. A la edad de cuatro años inventó el método de flotación para separar los granos de trigo de la arena (Kawai, 1965a). Estas hazañas de Imo ¿fueron fruto de un raro don genético que probablemente solo se daría en algunas tropas de macacos escogidos al azar? ¿O por el contrario, estaba dentro de la gama de variación de la mayoría de poblaciones locales, por lo que cualquier tropa que fuera la primera en encontrar el mar y cierta clase de alimentos, bajo las mismas condiciones de Koshima, podía haber realizado los mismos descubrimientos? En el primer caso, la deriva podría considerarse de tipo primariamente genético; en el segundo, debería tratarse de deriva tradicional.

Para encontrar un ejemplo de deriva tradicional pura, deberíamos recorrer toda la ruta filogenética hasta llegar a la evolución cultural humana. Cavalli-Sforza (1971), así como Cavalli-Sforza y Feldman (1973) han sugerido que, en la evolución social humana, el equivalente de una mutación importante es una nueva idea. Si es aceptable y ventajosa, la idea se extenderá rápidamente. De lo contrario, disminuirá su frecuencia y caerá en el olvido. La deriva tradicional en tales casos, al igual que la deriva puramente genética, presenta propiedades estocásticas susceptibles de análisis matemático. Las probabilidades pueden atribuirse, en primer lugar, a la interacción entre las dos o más personas que desempeñan los papeles activo y pasivo en la transmisión y entonces, a la aceptación de cada individuo pasivo. Es posible que pueda crearse una teoría oficial de la deriva de la tradición, paralelamente a la sofisticada teoría de la deriva genética ya existente.

CONCEPTO DE DEMOGRAFÍA ADAPTATIVA

Todas las verdaderas sociedades son poblaciones diferenciadas. Cuando un comportamiento cooperativo evoluciona, está puesto en servicio por cierto individuo en beneficio de otro, ya sea unilateral o mutuamente. Un macho y una hembra colaboran para mantener un territorio, un padre alimenta a su prole, dos abejas obreras cuidan de su reina, etc. En este caso, puede decirse que el comportamiento de la sociedad en conjunto está definido por su demografía. Las hembras reproductoras de una bandada de pájaros, los indefensos pequeños de una tropa de babuinos y los soldados de edad avanzada de una colonia de termes, son ejemplos de las clases demográficas cuyas pro-

porciones relativas ayudan a determinar el comportamiento en masa del grupo a la cual pertenecen.

Las proporciones de las clases demográficas también influyen en el vigor del grupo y, en última instancia, al de cada individuo en particular. Evidentemente, un grupo exclusivamente compuesto por crías o por machos ancianos, perecerá. Otro menos diferenciado, será más saludable y por tanto habrá una más alta probabilidad de supervivencia, que se traduce en un plazo más largo hasta su extinción. Cualquier medida tiene significado sólo si se realiza a lo largo de períodos que abarquen una generación, pues si una población diferenciada se deja reproducir durante una o más generaciones, hará lo posible para restablecer el equilibrio de edades poblacionales normal en su especie. A no ser que la especie sea muy oportunista, o sea, que siga la estrategia de colonizar hábitats vacíos y aguante en ellos un tiempo relativamente corto, la distribución de edades tenderá a estabilizarse. En especies que presentan épocas de natalidad y mortalidad, que son casi todas las animales, la distribución de edades padecerá una fluctuación anual. Pero aún entonces, puede decirse que la distribución de edades se acercará a la estabilidad, en el sentido de que la fluctuación es periódica y susceptible de predicción cuando se tiene en cuenta la época.

Que una población presente una distribución estable de edades no quiere decir que esté bien adaptada a su ambiente. Puede estar en una fase de decadencia paulatina encaminada a la total extinción; o puede hallarse en una fase de crecimiento, en cuyo caso puede encaminarse a un choque demográfico que la lleve a la reducción de su número, a una fuerte desviación de la distribución de edades y, posiblemente, incluso a la extinción. Sólo si el crecimiento es cero, una vez promediado el resultado de muchas generaciones, puede ésta tener posibilidades de una larga duración. Queda otro camino para triunfar. Una población destinada a extinguirse puede aún tener un elevado nivel de supervivencia si logra enviar propágulos y crear nuevas poblaciones en otros lugares. Esta es la base de la estrategia oportunista, que será descrita con mayor detalle en el capítulo 4.

Podemos hablar pues de distribución demográfica «normal» como de una distribución de edad de los sexos y castas que se producen en poblaciones con alto nivel de adaptabilidad, pero ¿hasta qué punto la distribución demográfica es, en sí misma, adaptable? Esta es una distinción semántica dependiente del nivel en el que actúa la selección natural para sostener la distribución. Si la selección actúa para favorecer al individuo pero no al grupo, la distribución demográfica es un efecto incidental de la selección. Supongamos, por ejemplo, que una especie es oportunista y que las hembras son seleccionadas, primordialmente, según su capacidad de producir el mayor número de vástagos en el menor tiempo posible. La teoría nos enseña que la evolución se dirigirá, probablemente, a reducir el tiempo de madurez, a aumentar el esfuerzo de reproducción, a aumentar el tamaño de la prole y a acortar la duración media de la vida. La consecuencia demográfica será aplanar la pirámide de edades. Una distribución de edades apiñada constituye una propiedad estadística de la población. Es un efecto secundario de la selección tal y como ocurrió a nivel individual y en sí misma no contribuye en nada a la adaptabilidad del individuo o de la población y, por tanto, no puede decirse que sea adaptable en el sentido corriente de la acepción.

Consideremos ahora una colonia de insectos sociales. La distribución demográfica, expresada en parte por la pirámide de edades, es vital para la adaptabilidad de la colonia como un todo y, primordialmente, de la reina progenitora, con referencia a la cual los miembros no reproductores pueden considerarse como una extensión somática. Si en el momento preciso hay pocos soldados, la colonia puede ser demolida por un depredador; o si las obreras en número insuficiente y de una edad apropiada no están siempre dispuestas, las larvas pueden morir por inanición. Así pues, la distribución demográfica es adaptativa, en el sentido de que está directamente puesta a prueba por la selección natural. Puede configurarse por límites variables de crecimiento, por lo que una proporción más o menos alta de ninfas o larvas que han alcanzado un determinado peso o que han detectado una cantidad suficiente de cierta secreción olorosa, son capaces de metamorfosearse en una clase determinada. También puede configurarse variando los períodos de tiempo que emplea un individuo en un determinado trabajo. Por ejemplo, si cada obrera posee menos tiempo para emplear como nodriza en todo momento, el porcentaje de miembros de la colonia que estén empleados en tales menesteres será menor. Finalmente, la distribución demográfica puede variar alterando la longevidad; si los soldados mueren más pronto, su casta estará siempre peor representada numéricamente.

En lo que se refiere al comportamiento social, las dos componentes más importantes de la distribución demográfica son, la edad y el tamaño. En la figura 2-2 puede verse la distribución de frecuencias edad-tamaño que pueden aparecer en dos sociedades (*A* y *B*) sujetas a poca selección a nivel de sociedad, en contraposición a la distribución en una sociedad *(C)* donde la selección de grupo ha sido una fuerza principal. Todos podemos estar de acuerdo en que la demografía es más interesante cuando es adaptativa. Los modelos tienen probabilidades de ser no sólo más complejos, sino también más significativos. La demografía no adaptativa procede de un estudio del comportamiento y ciclos vitales de los individuos, mientras que la demografía adaptativa debe analizarse en su conjunto antes de que tengan algún significado el comportamiento y los ciclos vitales de los individuos.

En un marco adaptativo, los momentos de las distribuciones de frecuencias demográficas adquieren un nuevo significado. Las medias reflejan aún el ajuste aproximado de la talla y edad de los organismos individuales a las exigencias del ambiente. La varianza y momentos superiores adquieren un directo significado adaptativo porque reflejan la estructura de castas. En los capítulos 4 y 14 se hablará de estos y otros aspectos de la demografía.

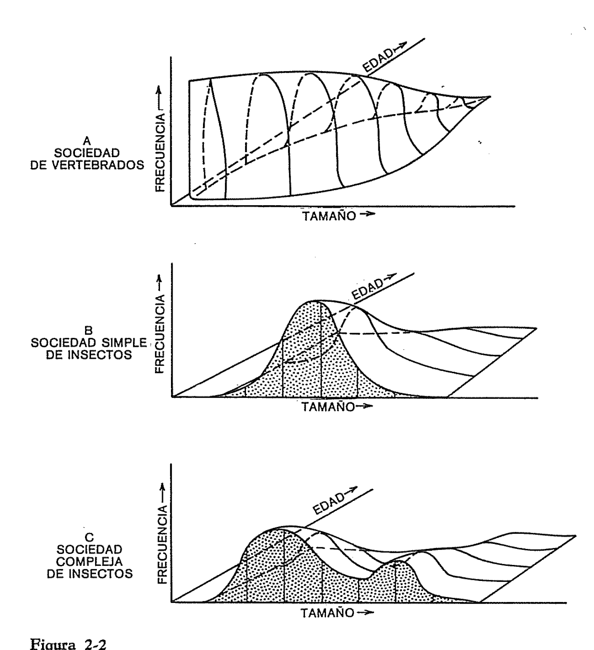


Figura 2-2
Distribución de frecuencias edad-tamaño en tres clases de sociedades animales. Estos ejemplos están basados en un conocimiento de las propiedades generales de las especies verdaderas pero los detalles son imaginarios. (A) *la distribución de la «sociedad de vertebrados» es no adaptativa a nivel de grupo y es esencialmente la misma que la presentada por poblaciones locales de otras especies similares y no sociales. En este caso en particular, los individuos crecen continuamente a lo largo de sus vidas y las tasas de mortalidad cambian sólo ligeramente con la edad.* (B) *la «sociedad simple de insectos» puede estar sometida a selección a nivel de grupo, pero la distribución edad-tamaño aún no muestra el efecto y todavía está cerca de una distribución de otra población similar pero no social. La edad mostrada es la del imago, durante la cual la mayor parte o todo el trabajo es realizado por la colonia, no produciéndose un mayor incremento en el tamaño.* (C) *la «sociedad compleja de insectos» tiene una demografía fuertemente adaptativa que se refleja en su compleja curva edad-tamaño: existen dos clases distintas de tamaño y la mayor es la más longeva.*

CLASES Y GRADOS DE SOCIABILIDAD

Todos los intentos anteriores de clasificar sociedades animales han fracasado. La razón es muy simple: la clasificación depende de las cualidades elegidas para especificar las series y no hay ni siquiera dos autores que se hayan puesto de acuerdo sobre cuales son las cualidades sociales necesarias. Cuantos más rasgos sociales se empleen, más compleja es la clasificación y el autor se encontrará, probablemente, en mayores conflictos con otros clasificadores. El sistema pionero de Espinas (1878), por ejemplo, así como el de W. M. Wheeler (1930), derivado del primero, tienen al menos la virtud de la simplicidad. Estaban basados en si las asociaciones son activas o pasivas, primordialmente reproductivas, nutritivas o defensivas y coloniales o independientes. Partiendo de esta diversidad de elementos, Wheeler llegó a cinco clases básicas de sociedades. En cambio, Deegener (1918), que prestó gran atención a detalles sutiles sobre los hábitos alimentarios, ciclos vitales, indicaciones sobre orientación, etc., propuso nada menos que cuarenta clases, y más aún, si contamos ciertas subdivisiones no muy precisas. Desgraciadamente, Deegener se creyó en la obligación de proporcionar una terminología completa de su clasificación. Una forma de concunnubium —dijo— es la amphoterosynhesmia, enjambre de ambos sexos reunidos con fines reproductivos. Si esto no desanima a todo el mundo, a excepción de los más acérrimos especialistas en lexicografía, ahí va otra muestra: el syncheimadium, agregación invernante, o el polygynopaedium, una asociación de madres e hijas cada una de las cuales se reproduce partenogenéticamente.

La reducción al absurdo de Deegener sirvió como señal de alarma en el sentido de que la clasificación basada sobre todos los rasgos pertinentes es un pozo sin fondo. Sólo puede evitarse dirigiendo nuestra atención a las cualidades sociales en sí mismas y catalogarlas según nuestra intuitiva idea de cómo pueden aclarar el progreso social, en contraposición con las asociaciones estáticas de los individuos. Esta lista es de doble utilidad. Primero, al distinguir de una manera explícita, clasificando los rasgos individuales, identificamos ciertos fenómenos que habían sido hasta ahora poco estudiados. Segundo, la lista puede ser consultada para colaborar en la preparación de sociogramas (descripciones completas del comportamiento social) de especies determinadas. Recientemente, un número cada vez mayor de autores se han pronunciado sobre las cualidades abstractas de la organización social, entre ellos Thompson (1958), Crook (1970a), Mesarović y col. (1970), Brereton (1971), Cohen (1971), y Wilson (1971a). Con las sugerencias expresadas en estos artículos y con mis estudios adicionales sobre la literatura de los sistemas sociales, he recopilado la siguiente serie de diez cualidades de sociabilidad que, creo, pueden ser a la vez medidas y a la larga, incorporadas como modelos de un sistema social determinado (véase también la figura 2-3):

1. *Tamaño del grupo.* Joel Cohen (1969, 1971) ha demostrado la existencia de patrones ordenados en la frecuencia de distribución de los tamaños de grupos entre las tropas de primates. En el caso de grupos cerrados relativamente estables, muchos de ellos (pero no todos) pueden justificarse mediante modelos estocásticos que dan por sentado que las tasas constantes de crecimiento se deben a nacimientos e

inmigración, y que las tasas constantes de disminución se deben a fallecimientos y emigración. La ordenación también se da en la frecuencia de distribución de subgrupos eventuales pertenecientes a monos y hombres y pueden predecirse en gran parte gracias a referencias a las variaciones de atractivos de los grupos y de los atractivos y tendencias unionistas de los miembros individuales del grupo.

2. *Distribución demográfica.* El significado de estas frecuencias de distribución y su grado de estabilidad ya fueron tratados en el apartado anterior referente a demografía adaptativa.

3. *Cohesión.* Intuitivamente, creemos que la relación íntima entre los componentes de un grupo es un índice de la sociabilidad de la especie. Esto es cierto, en primer lugar porque la efectividad de la defensa y de la alimentación del grupo se ven aumentadas por una formación cerrada y en segundo, porque a esta distancia los canales de comunicación pueden obtener un máximo juego. Realmente, existe una correlación entre la cohesión física y la magnitud de los otros nueve parámetros sociales nombrados aquí, pero es sólo una correlación vaga. Las colonias de abejas obreras, por ejemplo, son más cohesivas que las agregaciones nidificadoras de las abejas solitarias halictídeas. En cambio, las tropas de chimpancés y las sociedades humanas están mucho menos cohesionadas que los bancos de peces y los rebaños de ganado.

4. *Magnitud y modelo de la conexión.* La red de comunicaciones dentro de un grupo puede seguir o no un modelo. O sea, distintas clases de señales pueden estar dirigidas, preferentemente, a individuos concretos o a clases de individuos; o en los casos que no haya ningún modelo, todas las señales pueden dirigirse al azar, durante períodos de tiempo, a cualquier individuo suficientemente cerca como para recibirlas. En las redes de comunicación sin modelo, como en los bancos de peces y las bandadas temporales de pájaros, el número de arcos por nudo de la red, que significan el número de individuos con los que se ha establecido contacto por término medio de individuos en la unidad de tiempo, proporcionan una medida clara de la sociabilidad. Este es un número que aumenta con la cohesión del grupo o el tamaño del mismo, en caso de animales que se comuniquen a una distancia superior al diámetro de la agregación. En el caso de redes de comunicación con modelo, la situación es radicalmente distinta. Las jerarquías con multiplicidad de niveles pueden construirse con relativamente pocos arcos (véase la figura 2-3). A condición de que los miembros realicen también otras funciones, el grado de coordinación y eficacia del grupo en conjunto puede aumentarse enormemente en una red sin modelo que contenga un número comparable de miembros, incluso si el grado de conexión (número de arcos por miembro) es mucho menor. Todas las formas de sociedades superiores, las que se reconoce que poseen un alto desarrollo de las otras nueve cualidades sociales, se caracterizan por un grado avanzado de existencia de modelo en la conexión. De todos modos, no siempre están caracterizadas por un alto nivel de conexión.

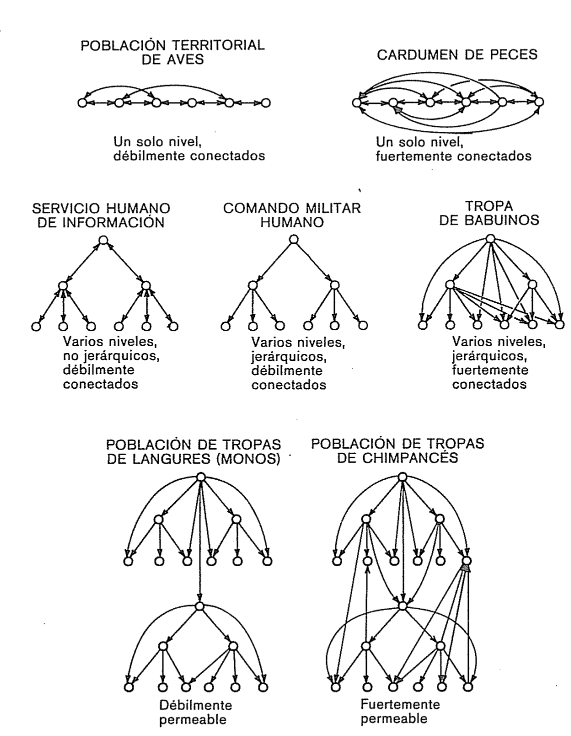


Figura 2-3

Siete grupos sociales representados en forma de red para ilustrar la variación en diversas cualidades de la sociabilidad. Los rasgos de los grupos sociales son abstractos y los detalles imaginarios.

5. *Permeabilidad.* Cuando decimos que una sociedad es cerrada queremos dar a entender que se comunica relativamente poco con sociedades próximas de la misma especie y nunca, o casi nunca, admite inmigrantes. Una tropa de langures *(Presbytis entellus)* es un ejemplo de sociedad con escasa permeabilidad. El intercambio entre tropas consiste, esencialmente, en encuentros agresivos por la posesión del territorio, y al menos en las densas poblaciones del sur de la India, la inmigración está limitada, en general, a la intrusión de machos que usurpan el lugar del macho dominante (Ripley, 1967; Sugiyama, 1967). En el extremo opuesto están las tropas muy permeables de chimpancés donde los grupos se funden e intercambian miembros libremente. Si todo lo otro no varía, un incremento de permeabilidad debería dar como resultado un

aumento de la corriente genética a través de poblaciones enteras y un reducido grado de relación genética entre cualesquiera dos miembros elegidos al azar de dentro de una sociedad determinada. Las consecuencias de estas relaciones sobre la evolución social serán examinadas en los capítulos 4 y 5. El incremento de permeabilidad también va asociado a una reducción de la estabilidad referente a relaciones interpersonales dentro de la sociedad, tales como jerarquías dominantes, coaliciones y grupos de parentesco. Si la permeabilidad es causa o efecto de la correlación, sólo puede determinarse mediante análisis de casos concretos.

6. *Compartimentación.* Hasta qué punto los subgrupos de la sociedad operan como unidades discretas es otra de las medidas de la complejidad social. Cuando les amenaza algún peligro, una manada de gnús huye como una turba desorganizada, y sólo cuando son alcanzadas las madres se detienen para defenderse a sí mismas y a sus crías. En cambio, las cebras se organizan por familias y cada macho semental se las arregla para interponerse entre el depredador y su harén. Cuando pasa el peligro, las familias se mezclan otra vez según una formación única. Las colonias de ciertas especies de hormigas, incluida *Oecophylla smaragdina* y miembros del grupo de *Formica exsecta,* aumentan extraordinariamente su tamaño y complejidad construyendo nuevos nidos, los cuales son réplicas modulares de los nidos originales. Las subunidades permanecen en contacto por medio de un continuo intercambio de individuos, pero también son capaces de una existencia independiente y pueden convertirse en nidos madre para iniciar otros episodios de colonización.

7. *Diferenciación de misiones.* La especialización de los miembros de un grupo es una señal de progreso en la evolución social. Uno de los teoremas de la teoría ergonómica es que, por cada especie (o genotipo) en un ambiente dado existe una mezcla óptima de especialistas coordinados que se desenvuelven con más eficacia que los grupos de igual tamaño constituidos sólo por generalistas (Wilson, 1968a; véase también el capítulo 14). También es verdad que, en muchas circunstancias, una combinación de especialistas puede realizar trabajos cualitativamente distintos que no pueden ser llevados a cabo fácilmente por grupos equivalentes de generalistas, cosa que no es verdad a la recíproca. Manadas de perros salvajes africanos, por citar un caso, se dividen en dos «castas» durante sus cacerías; la manada de adultos que persigue y los adultos que se quedan en la guarida con los cachorros. Sin esta división del trabajo, la manada no podría dominar el número suficiente de grandes ungulados, que constituyen sus presas principales (Estes y Goddard, 1967). El desarrollo de un elaborado sistema de castas en las hormigas está correlacionado con un aumento de tamaño de la colonia y con un aumento de la comunicación (Wilson, 1953, 1961). En un ambiente completamente distinto, las especies de invertebrados marinos con mayores colonias son, generalmente, también las que tienen más diferenciación de zooides.

8. *Integración de la conducta.* El anverso de la diferenciación es la integración: no puede esperarse que un grupo de especialistas trabaje tan bien como uno de generalistas, a no ser que estén en las adecuadas proporciones y su conducta esté coordinada. El ejemplo siguiente se cuenta entre los más sorprendentes, dentro de los insectos sociales. Las obreras menores de *Pheidole fallax* tropical buscan comida fuera del nido. Cuando descubren una partícula de comida excesivamente grande para transportarla al nido, dejan un rastro aromático que va del nido a la partícula. El rastro está producido por una glándula hipertrofiada de Dufour y se emite a través del aguijón cuando la punta del abdomen se arrastra por el suelo. El rastro atrae y guía tanto a las otras obreras como a los soldados, que ayudan a partir y transportar el alimento. Pero los soldados están especificados también por otra clase de trabajo: defienden los alimentos de los intrusos, especialmente de los miembros de otras colonias. Su comportamiento incluye la emisión de un líquido fétido fabricado en la desarrollada glándula venenosa. Los soldados no tienen una glándula de Dufour visible y no pueden soltar rastros aromáticos; las obreras tienen glándulas venenosas normales pero no presentan aquella secreción fétida. Juntas, ambas realizan la misma tarea quizá con mayor eficacia que las obreras de otras especies de hormigas constituidas por una sola casta. Pero cualquier casta sería menos efectiva si sus esfuerzos no estuvieran coordinados y si cada una tuviera que realizarla sola. De hecho, la casta de soldados sería completamente incompetente en cuanto a la búsqueda de comida (Law y col., 1965).

9. *Flujo informativo.* Norbert Wiener dijo que la Sociología, incluida la Sociología animal, es fundamentalmente el estudio de los medios de comunicación. Realmente, muchas de las cualidades sociales que yo enumero, podrían incluirse en la regla o clase de la comunicación. La magnitud de un sistema de comunicación puede medirse de tres maneras: por el número total de señales, por la cantidad de información en pulsaciones por señal y por el índice de caudal informativo en pulsaciones por segundo por individuo y en pulsaciones por segundo por la sociedad en total. Estas medidas serán demostradas y evaluadas en el capítulo 8.

10. *Fracción de tiempo dedicada al comportamiento social.* La porción de esfuerzo individual dedicada a los asuntos de la sociedad es una medida acertada del grado de sociabilidad. Éste es el caso tanto si se mide el esfuerzo por el porcentaje del día entero dedicado a él, o bien por una fracción del tiempo dedicado sacado del empleado en otra actividad, o por la fracción de energía gastada. El esfuerzo social refleja, aunque no sea su función básica, la cohesión, diferenciación, especialización e índice de flujo informativo. R. T. Davis y sus ayudantes (1968) descubrieron una vaga correlación de estos rasgos en los primates. Los lemures *(Lemur catta)*, generalmente considerados como poseedores de una organización social algo sencilla, dedican el 20 % de su tiempo al comportamiento social, mientras que los macacos con cola de cerdo *(Macaca nemestrina)* y los macacos con cola de muñón *(M. speciosa)*, considerados como animales relativamente sofisticados en lo

social, invierten el 80 y 90 % de su tiempo, respectivamente, en actos sociales. Grados intermedios de comportamiento son los llevados a cabo por los monos del Nuevo Mundo (y aún más sorprendente, por los macacos rhesus *(M. mulatta)*. También se registraron grandes diferencias en el tiempo dedicado a distintas clases de comportamiento social (figura 2-4).

Las castas obreras de los insectos sociales superiores están tan condicionadas a la vida social como pueda concebirse. Si exceptuamos la higiene y la alimentación, todo su comportamiento está virtualmente orientado al bienestar de la colonia. En la mayoría de los casos, incluso la alimentación es, en cierto grado, social. Las obreras continuamente regurgitan comida, una hacia la otra, nivelando así la cantidad y calidad de la comida almacenada en su aparato digestivo. La abeja reina incluso utiliza el cuidado de su organismo para un fin social. Al frotarse las patas por su cuerpo y cabeza, esparce sustancia regia (9-ácido quetodecenoico), mezclándolo con otras sustancias olfativas de atracción. Las obreras, al lamer la superficie del cuerpo de la reina, recogen la sustancia regia, lo cual influye en su comportamiento y fisiología de diversas formas beneficiosas, tanto para la reina como para la colonia (Wilson, 1971a).

Aún existe otra forma de medir el grado de sociabilidad de las especies, que puede denominarse con toda propiedad *especificación mínima*. En una palabra, este criterio define la complejidad de un sistema como el número de unidades integrantes que deben diferenciarse para poder especificar el sistema. Este número, generalmente, no llegará ni mucho menos al número efectivo de unidades existentes. Herbert A. Simon (1962), cuando determinaba los límites de complejidad en los sistemas generales, hizo esta observación: «La mayoría de las cosas está sólo débilmente asociada con la mayoría de las otras cosas; en vistas a una aceptable descripción de la realidad, sólo una pequeñísima parte de todas las interacciones probables debe tomarse en cuenta». Paul A. Weiss (1970) y de forma independiente, amplió el mismo punto de vista: «He intentado transcribir la fórmula 'el todo es mayor que la suma de las partes' en un mandato de acción; una llamada para explicar el mínimo irreductible de información suplementaria que se necesita, además de la influencia que se deriva del conocimiento de las partes idealmente separadas, para poder dar una completa y comprensible descripción del comportamiento ordenado de la colectividad».

El criterio de especificación mínima puede extenderse útilmente a la Sociobiología como el número de individuos que, por término medio, han de reunirse para poder observar el repertorio completo del comportamiento de las especies. El criterio no es una simple cualidad de la sociedad, sino más bien un número derivado de una función compuesta por la mayoría de las diez cualidades de la estructura social previamente citadas. Consideremos las dos especies representadas en la figura 2-5. El individuo aislado de una especie solitaria tiene un más alto repertorio de comportamientos que el individuo aislado perteneciente a una clase socialmente más elevada. Sólo

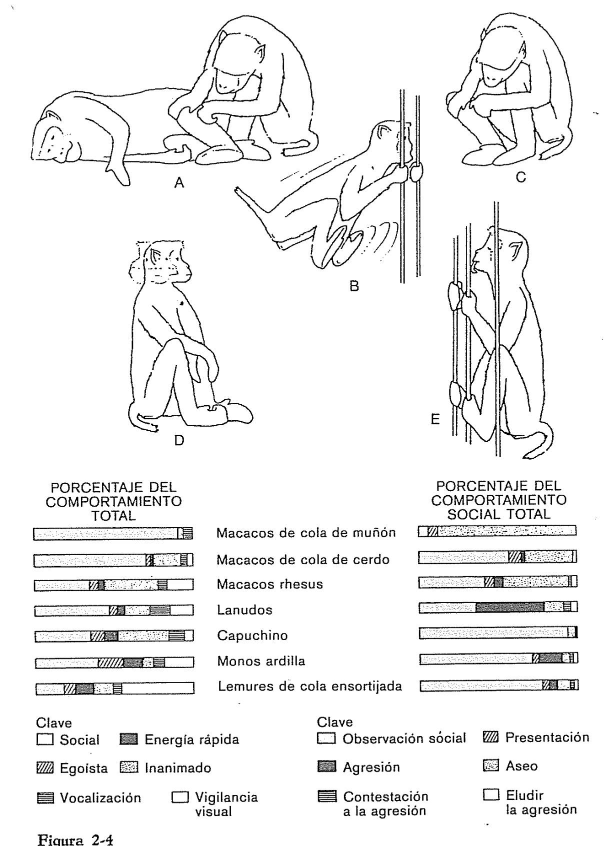


Figura 2-4

Diferencias en cuanto al tiempo dedicado al comportamiento social (izquierda) y las distintas categorías de comportamiento social (derecha) en siete especies de primates. Las principales categorías de comportamiento incluyen (A) *comportamiento social;* (B) *gasto energético rápido;* (D) *vigilancia visual; y* (E) *manipulación de objetos inanimados o de la jaula. (De Jolly, 1972a después de Davis y col., (1968.)*

falta añadir unos cuantos individuos más para demostrar el resto del pleno potencial de una especie solitaria: comportamiento social, territorialismo e incluso reacciones dependientes de la densidad de población, como la emigración. Añadiendo más individuos al grupo de especies sociales, el repertorio de

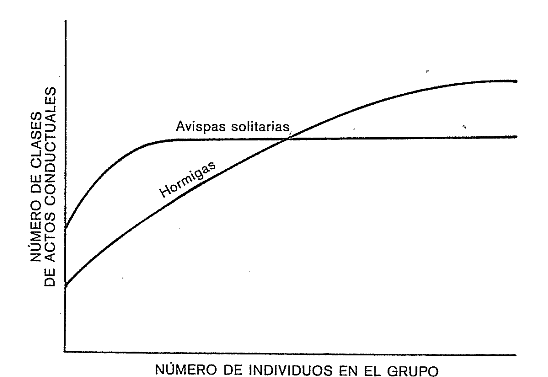


Figura 2-5

Una aplicación del criterio de mínima especificación para la caracterización de la complejidad social en dos especies de insectos. Una avispa solitaria tiene un repertorio de conducta más amplio que una hormiga, y un grupo pequeño de avispas desarrolla todo el repertorio de la especie. A medida que aumenta el grupo de hormigas, se aproxima a la totalidad del repertorio con mayor lentitud, pero al final resulta superior. Estas afirmaciones cualitativas son correctas, pero los detalles de las curvas mostradas son imaginarios.

comportamiento mencionado sube más despacio. Para llegar a su límite, deben añadírsele todas las castas y grupos de edad adulta. El resultado final es un mayor repertorio que el de las especies solitarias.

La clasificación de sociedades, a diferencia de la clasificación por cualidades sociales, es posible sólo si están confinadas a un grupo particular de organismos y basadas según una serie de cualidades que la experiencia ha comprobado ser las más relevantes para la evolución social de los grupos. Un caso muy a propósito es la clasificación de sociedades de insectos desarrollada por Wheeler (1928) y Michener (1969), habiendo sido mejorada por Wilson (1971a); este sistema un tanto complejo lo expondremos con detalle en el capítulo 20.

CONCEPTO DE GRADUACIÓN DEL COMPORTAMIENTO

En los primeros años de la Sociobiología de vertebrados era corriente que los observadores dieran por sentado que las estructuras sociales, lo mismo que los patrones etológicos de acciones fijas, se encontraban entre los rasgos invariables según los cuales pueden diagnosticarse las especies. Si un estudio a corto plazo sobre el tema no revelaba evidencias de territorialismo, de jerarquías dominantes o de cualquier otro comportamiento social investigado, daban entonces por sentado que todas las especies carecían de tal comportamiento. Incluso un zoólogo de campo tan hábil como George Schaller pudo afirmar, basándose en relativamente pocos datos, que el gorila «comparte su extensión territorial y sus abundantes recursos alimentarios con otros de su clase, desdeñando todo derecho a un área de terreno propio».

La experiencia nos está enseñando a extremar nuestra cautela cuando se generaliza más allá de poblaciones sencillas de determinadas especies y sólo por un tiempo superior al período de observación. Principalmente debido al efecto amplificador, la organización social se halla entre los rasgos más inestables. El siguiente ejemplo, que hace referencia a los monos del Viejo Mundo, es típico. Tropas de cercopitecos de Etiopía *(Cercopithecus aethiops)* observadas por Struhsaker (1967) en la reserva Amboseli Masai Game, de Kenya, son estrictamente territoriales y mantienen rígidas jerarquías dominantes mediante frecuentes combates. Por el contrario, los estudiados por J. S. Gartlan (citado por Thelma Rowell, 1969a) en Uganda no tenían ninguna estructura visible de dominación en el momento de la observación, el intercambio de machos era frecuente entre tropas y las peleas eran raras.

En algunos casos, las diferencias de este tipo son probablemente debidas a variación geográfica de naturaleza genética, originada en la adaptación de la población local a peculiaridades de su ambiente inmediato. Una cierta fracción puede ser indudablemente adjudicada a la deriva tradicional. Pero en un sustancial porcentaje de casos, no representa diferencias permanentes entre poblaciones en absoluto: las sociedades están, sólo temporalmente, en distintos puntos de la misma *escala de comportamiento*. La graduación del comportamiento es variación en la magnitud o en el estado cualitativo de un comportamiento que está correlacionado con etapas del ciclo vital, densidad de población o ciertos parámetros del ambiente. Es una útil hipótesis de trabajo el suponer que en cada caso, la graduación es adaptativa, significando que está genéticamente programada para proporcionar al individuo una respuesta particular apropiada, con mayor o menor precisión, a su situación en cualquier momento. En otras palabras, toda la escala y no puntos aislados de la misma, es el rasgo de base genética que ha sido fijado por la selección natural (Wilson, 1971b). Para aclarar aún más esta noción y antes de exponer ejemplos concretos, consideremos el siguiente caso imaginario de comportamiento agresivo programado para adaptarse a diversos grados de densidad de población y aglomeración de individuos. A bajas densidades de población, se suspende todo comportamiento agresivo. A densidades moderadas, adquiere una forma débil tal como una defensa territorial intermitente. A densidades elevadas, la defensa territorial es enérgica, aunque se permitan algunas ocupaciones de campo bajo el régimen de jerarquías dominantes. Finalmente, a densidades muy elevadas el sistema puede romperse casi por completo, transformándose

los modelos de encuentros agresivos en homosexualidad, canibalismo y otros síntomas de «patología social». A pesar del programa específico que desliza arriba y abajo las respuestas en la escala de agresión, cada uno de los diversos grados de agresividad es adaptativo a una apropiada densidad de población, compendio del raramente observado nivel patológico. En suma, es el *modelo* total de respuestas agresivas lo que es adaptativo y se ha fijado en el curso de la Evolución.

En los casos publicados de respuesta social escalonada, el parámetro determinante más frecuentemente reportado es la densidad de población. Realmente, los efectos umbrales sugeridos en el ejemplo imaginario existen en condiciones naturales. Los encuentros agresivos entre hipopótamos adultos, por ejemplo, son raros donde las poblaciones son reducidas o moderadas. Sin embargo, cuando las poblaciones del Semliki Superior, cerca del lago Eduardo, se hacen tan densas que la media es de un animal cada 5 m en la orilla del río, los machos empiezan a pelearse viciosamente, en ocasiones incluso hasta la muerte (Verheyen, 1954). Cuando el búho nival *(Nyctea scandiaca)* vive en densidades normales de población, cada ave mantiene un territorio aproximado de 5000 hectáreas de extensión y no se ocupa de la defensa del mismo. Pero cuando se ven obligadas a apiñarse, particularmente en las épocas de llegada de los lemings en el Ártico, deben ocupar zonas de sólo 120 hectáreas. Bajo estas condiciones, defienden su territorio abiertamente, con posturas y sonidos característicos (Frank A. Pitelka, en Schoener, 1968a). Una similar densidad umbral para la expresión de la defensa territorial se ha informado respecto a la comadreja europea *(Mustela nivalis)* por parte de Lockie (1966). Una segunda clase de efectos escalados de agresión, discutida con cierto detalle en el capítulo 13, es la transición que se produce en muchas especies de vertebrados de un comportamiento territorial a uno de dominación, a medida que la densidad rebasa un valor crítico.

No todas las respuestas sociales dependientes de la densidad consisten en un comportamiento agresivo. Cuando las poblaciones de rata de agua europea *(Microtus)* alcanzan densidades elevadas, las hembras se reúnen en pequeñas comunidades, defienden un territorio común y suben a sus crías conjuntamente (Frank, 1957). De una forma básicamente similar, las bandadas de pavos bronceados *(Meleagris gallopavo)* incrementan gradualmente el tamaño a medida que aumenta la densidad de población (Leopold, 1944).

El tamaño del grupo puede, por sí mismo, afectar la intensidad del comportamiento agresivo en formas que pueden ser claramente disociadas de la paralela influencia de la densidad de población. Los monos azules o de Syke *(Cercopithecus mitis)* del bosque de Budongo, Uganda, están organizados en tropas de tamaño altamente variable. Cuando un grupo grande se encuentra con otro en una rica fuente alimentaria, como un árbol frutal, los adultos pelean entre sí hasta que uno de los grupos domina el área. Los grupos pequeños, sin embargo, conviven pacíficamente al coincidir en tales zonas (Aldrich-Blake, 1970). Es tentador especular que el comportamiento territorial se desarrolla en las tropas únicamente cuando su tamaño se hace tan considerable que deben competir con otras grandes tropas, para disponer de suficiente alimento. En otras palabras, se produce agresión sólo si ésta es provechosa. La agresividad también aumenta en función del tamaño del grupo, en colonias de muchas clases de insectos sociales. Por ejemplo, las colonias de reciente ubicación de hormigas segadoras *(Pogonomyrmex badius)*, compuestas sólo por unas pocas decenas de trabajadoras, escapan cuando su nido se rompe. Pero las colonias maduras con una población aproximada de 5000 trabajadoras, salen del nido y atacan a cualquier intruso que se halle a su alcance.

Jenkins (1961) ha informado de un caso de respuestas sociales variables que, aparentemente, depende de la naturaleza del hábitat. Las perdices *(Perdix perdix)* que viven en una vegetación abundante interactúan raramente entre sí, incluso cuando sus poblaciones están altamente concentradas. Si la vegetación es pobre, por el contrario, la extensión de sus hogares aumenta y las aves interactúan casi continuamente.

La disponibilidad y calidad del alimento también puede mover grupos a lo largo de la escala de comportamiento. Las colonias de abejas bien alimentadas son muy tolerantes con las obreras de otros enjambres vecinos, permitiéndoles penetrar en el nido e incluso tomar provisiones sin oposición. Pero cuando las mismas colonias se ven obligadas a ayunar durante varios días, atacan a cualquier intruso que encuentren en la entrada del nido. En general, los primates también se hacen progresivamente intolerantes hacia los forasteros y agresivos para con miembros de otros grupos, durante las épocas de carestía. Arthur N. Bragg (1955-1956) ha reportado un interesante caso de graduación social en los anfibios. Los renacuajos de ciertos sapos *(Scaphiopus)* son oportunistas, desarrollándose rápidamente en las charcas efímeras provocadas por la lluvia. Cuando las condiciones alimentarias son buenas, los renacuajos viven separadamente. Cuando escasea el sustento, se hacen sociales y forman bancos parecidos a los de los peces. Trabajando al unísono, los renacuajos explotan mejor los recursos con lo que cada uno se ve premiado con una superior cantidad de alimento.

Incluso la forma en que el alimento está distribuido en el entorno puede causar una gran variación en el comportamiento social. Las obreras de hormigas superiores, particularmente las que pertenecen a las subfamilias dominantes de Myrmicinae, Dolichoderinae y Formicinae, salen separadamente del nido. Si el alimento que encuentran está ampliamente dispersado en forma de partículas lo bastante pequeñas como para ser transportadas por un solo individuo, no hay reclutamiento de otras. Cuando el alimento se halla en grandes masas, las obreras de muchas especies vuelven al nido dejando un rastro aromático. De esta forma se reclutan eventualmente las suficientes compañeras de nido, tanto para transportar la masa nutritiva como para protegerla de las obreras de otras colonias. N. Chalmers (citado por Thelma Rowell, 1969b) encontró que los mangabeyes *(Cercocebus albigena)* presentan más interacciones

agresivas cuando se están alimentando con un gran fruto que crece aisladamente que cuando el alimento está disperso por los árboles. De acuerdo con Rowell, los babuinos de los bosques de Uganda *(Papio anubis)* observan una escala paralela de agresión. La mayoría de las veces, su alimento está esparcido y es abundante, por lo que es raro un comportamiento agresivo. Pero cuando encuentran acumulaciones de estiércol de elefante suficientemente viejo como para contener brotes en germinación de la clase apreciada como alimento, intercambian amenazas en un intento de obtener su posesión.

Muchas formas de comportamiento social son episódicas, limitándose en casos extremos a cortos periodos del día, de la estación o del ciclo vital. El comportamiento durante el cortejo y el cuidado parental, así como el mantenimiento de los territorios y las jerarquías dominantes específicamente ligadas a estos comportamientos, son, por lo común, estacionales. Más allá de los muchos ejemplos de vertebrados ya familiares en la literatura etológica (Marler y Hamilton, 1966; Hinde, 1970), hay otros casos, especialmente entre invertebrados, que siguen modelos temporales poco comunes. La pequeña langosta *(Jasus lalandei)*, que mide menos de 4 cm de longitud, busca solitario refugio durante el día en orificios separados del fondo de cuevas y arrecifes. Las que son un poco mayores (4-9 cm) forman agregaciones en cuevas y debajo de los arrecifes. Los ejemplares mayores, de 9 o más centímetros de longitud, normalmente toman posesión de refugios similares pero más grandes, que entonces defienden como territorios (Fielder, 1965). Los escarabajos escopeteros (*Brachinus*, familia Carabidae) se agregan intensamente durante la mayor parte del año, orientándose el uno hacia el otro por medio de señales olfativas. En primavera, cuando intervienen los cortejos individuales y la puesta de huevos, las agregaciones se rompen y los escarabajos se ocultan por separado (Wautier, 1971).

Probablemente, los ejemplos más dramáticos e instructivos de graduación en el comportamiento son las variaciones en el comportamiento social que se producen cotidianamente en ciertas especies de pájaros. Durante la época de apareamiento en el este de África, los machos de dos especies de viuda del paraíso *(Steganura)* y de viuda de cola pajiza *(Tetraenura fischeri)*, son muy territoriales durante el día, utilizando bellos y elaborados métodos para amedrentar a los rivales de la misma especie. Antes del ocaso, a pesar de todo, se tranquilizan y las hembras y otros machos se reúnen para formar grupos que salen del territorio. Los guácharos o papagayos nocturnos *(Steatornis caripensis)* de América del Sur anidan en las repisas de cuevas. Las parejas son permanentes y defienden los escasos y pequeños espacios capaces de albergar un nido. Con todo, al atardecer se reúnen en grupos para buscar alimento en forma de aceite de palma y otros árboles frutales, de los que la especie depende (Snow, 1961). Tales modelos son, de hecho, cosa común entre pájaros que anidan colonialmente, incluidas las aves marinas. Demuestran que la Evolución puede programar fácilmente el comportamiento social de un estado principal a otro, de acuerdo incluso con un ritmo diurno.

LAS DUALIDADES DE LA BIOLOGÍA EVOLUTIVA

Las teorías de la Biología del comportamiento están dilucidadas con ambigüedad semántica. Al igual que los edificios construidos apresuradamente sobre un suelo desconocido, se hunden y se desintegran en proporción angustiosa por motivos raramente conocidos por sus arquitectos. En el caso particular de la Sociobiología, el sustrato desconocido es, usualmente, la teoría evolutiva. De cualquier forma, deberíamos elaborar un mapa o plano de las áreas delicadas en cuanto a partes importantes de la Biología evolutiva. Con una consistencia notable, los conceptos evolutivos pueden ser segregados en series de dualidades. Algunos son simples clasificaciones de dos partes, pero otros reflejan diferencias más profundas a nivel de selección y entre procesos genéticos y fisiológicos.

Rasgos adaptativos comparados con los *no adaptativos*. Un rasgo puede decirse que es adaptativo si se mantiene en una población mediante selección. La cuestión puede precisarse más diciendo que otro rasgo no es adaptativo o «anormal» si reduce la aptitud de los individuos que lo manifiestan consistentemente bajo circunstancias ambientales que son normales para la especie. En otras palabras, las respuestas divergentes en ambientes anormales puede que no sean no adaptativas. Pueden reflejar simplemente flexibilidad en cuanto a una respuesta que sea completamente adaptativa en los ambientes ordinariamente hallados por la especie. Un rasgo puede ser trasladado de un estado adaptativo a otro no adaptativo merced a un simple cambio ambiental. Por ejemplo, el rasgo de la anemia falciforme en los seres humanos determinado por la heterozigosis de un gen simple, es adaptativo según condiciones de vida africanas, donde confiere cierto grado de resistencia a la malaria falciparum. En los americanos descendientes de africanos no es adaptativa, por el simple motivo de que sus portadores ya no están enfrentados a ella.

El penetrante papel de la selección natural al modelar todas las clases de rasgos en los organismos puede ser razonablemente denominado como el dogma central de la Biología evolutiva. Al utilizarse con todo rigor, esta proposición puede no resultar una verdad absoluta, pero es, tal y como citó G. C. Williams, la luz y el camino. Buena parte de la contribución de Konrad Lorenz y sus compañeros etólogos puede ajustarse a la misma metáfora. Ellos nos convencieron de que tanto el comportamiento como la estructura social, al igual que los otros fenómenos biológicos, pueden estudiarse como «órganos» o extensiones de los genes que existen gracias a su superior valor adaptativo.

¿Cómo podemos estudiar el dogma de adaptación en casos particulares? Hay situaciones en que el comportamiento social temporalmente manifestado por los animales parece ser claramente anormal, pues es posible diagnosticar las causas de la desviación e identificar la respuesta como destructiva o, al menos, inefectiva. Cuando grupos de papiones hamadrías fueron introducidos por primera vez dentro de un habitáculo más o menos grande en el Zoológico de Londres, las relaciones

sociales eran en gran medida inestables y los machos luchaban viciosamente por la posesión de las hembras, en ocasiones hasta la muerte (Zuckerman, 1932). Pero estos animales han sido reunidos en calidad de extraños, por lo que la proporción de machos y hembras es superior a la que se da en condiciones naturales. Los últimos estudios de Kummer en África demostraron que, en la naturaleza, los papiones hamadrías en sociedad son estables, con una unidad básica compuesta por varias hembras adultas y su descendencia, dominadas por uno o dos machos. Cuando C. R. Carpenter introdujo macacos rhesus en el medio seminatural de Cayo Santiago, una pequeña isla situada en la costa sur de Puerto Rico, la estructura social fue, en primera medida, caótica. Diversos comportamientos ordinariamente aberrantes tuvieron lugar, incluyendo la masturbación, la homosexualidad entre las hembras y la cópula entre miembros pertenecientes a diferentes grupos (Carpenter, 1942a). En los años siguientes se estabilizó la estructura social y los comportamientos anormales se hicieron raros. La colonia de Cayo Santiago convergió, en cuanto a comportamiento social, hacia las poblaciones nativas de la India.

Para cada caso de mala adaptación temporal, aparecen muchos otros que llenan una gran zona de incertidumbre. En ocasiones, un comportamiento similarmente anormal demuestra, después de una inspección más cautelosa, ser adaptativo después de todo. Consideremos los casos específicos de homosexualismo condicionados a ser tomados como necesariamente anormales. Entre los macacos, la falsa cópula es un ritual común que se utiliza para expresar un orden jerárquico entre los machos. En América del Sur, el homosexualismo de *Polycentrus schomburgkii* (pez hoja) es una imitación del comportamiento y del color de la hembra por parte de los machos subordinados, a medida que se aproximan a los territorios de los machos. Las hembras auténticas preparadas para el desove entran en el territorio, se vuelven del revés y depositan sus huevos en las superficies inferiores de los objetos, en el agua. En el transcurso de la puesta, las hembras falsas entran a menudo simultáneamente. De esta forma, evidentemente, intentan engañar a los machos residentes y «robar» la fertilización depositando su propio esperma alrededor de los huevos recién puestos (Barlow, 1967). Si la interpretación es correcta, nos hallamos ante un caso de travestismo desarrollado en servicio de la heterosexualidad.

Yendo más lejos, lo que constituye un comportamiento social adaptativo para un miembro de una familia puede que sea no adaptativo para otro. Los langures machos indios que invaden tropas, expulsan a sus líderes y destruyen su descendencia, claramente están mejorando su propio vigor, pero a costa de las hembras que toman como pareja. Cuando los elefantes marinos luchan por la posesión de los harenes, están siendo muy adaptativos con respecto a sus propios genes, pero reducen la aptitud de las hembras a cuyas crías pisotean.

Rasgos monoadaptativos comparados con los *poliadaptativos*. La evolución social está marcada por una intensa y repetida convergencia de los grupos filogenéticos ampliamente separados. La confusión inherente a dicha circunstancia se ve empeorada por el curso y naturaleza de nuestros sistemas de nomenclatura. Lo ideal sería poseer una acepción para todas y cada una de las categorías funcionales principales del comportamiento social. Este refinamiento semántico tendría como resultado, en la mayor parte de comportamientos sociales, su identificación como no adaptativo, esto es, poseyendo sólo una función. Sin embargo, la mayoría de comportamientos están artificialmente calificados de poliadaptativos. Consideremos la naturaleza poliadaptativa de «agresión» o de «comportamiento agonístico» en los monos. Los langures, monos rojos y otras muchas especies utilizan la agresión para mantener las distancias entre tropas. También emplean un comportamiento similar diversas especies, langures incluidos, para mantener y establecer jerarquías dominantes. Los papiones hamadrías machos utilizan la agresión para agrupar a las hembras y hacerlas desistir de abandonar el harén. En resumen, la agresión es un término vago para designar un conjunto de comportamientos, con diversas funciones, que nos parecen, de una forma intuitiva, comparables a la agresión humana.

Algunos modelos de comportamiento social siguen siendo auténticamente poliadaptativos incluso después de haber sido semánticamente purificados. El aloaseo en macacos rhesus, por ejemplo, sirve a la función típica de los primates superiores de conciliación y mantenimiento de lazos. Además, retiene una segunda y aparentemente más primitiva función purificadora, pues los monos aislados presentan a menudo severas infestaciones de piojos. En algunas especies de pájaros, el comportamiento de conjunto indudablemente sirve tanto a la función de evasión de los depredadores así como a una mejora de la eficacia en la consecución de alimento.

Selección reforzada en comparación con la *contrarrestante*. Una sola fuerza en la selección natural actúa en uno o más niveles según una jerarquía ascendente de unidades: individuo, familia, tropa y, posiblemente, la población total de la especie. Si los genes afectados se ven favorecidos o desfavorecidos a más de un nivel, la selección se llama reforzada. La Evolución en cuanto a cambios en las frecuencias génicas, se verá acelerada gracias a los efectos aditivos insertados a múltiples niveles. Este proceso no debería presentar demasiados problemas a los matemáticos. En contraste, la selección podría ser contrarrestante en la naturaleza: genes favorecidos por un proceso selectivo a nivel individual pudieran ser opuestos a nivel familiar sólo para ser favorecidos de nuevo a nivel de población, y así sucesivamente en diversas combinaciones. La frecuencia génica posee una importancia general en la teoría de la evolución social, pero matemáticamente es difícil de predecir. Se considerará formalmente en los capítulos 5 y 14.

Causa última en comparación con *causa próxima*. La división entre Biología funcional y evolutiva no puede establecerse con más claridad cuando los proponentes de cada una de ellas intentan efectuar un expresivo asentamiento de la causalidad. Vamos a considerar el problema de la entrada en años y la senectud. Los biólogos funcionales contemporáneos

están preocupados por cuatro teorías contrapuestas relativas al envejecimiento y todas estrictamente fisiológicas: vida media, gasto de colágeno, autoinmunidad y mutación somática (Curtis, 1971). Si uno o más de estos factores pueden verse firmemente implicados de forma significativa en todo el proceso de la vida de un individuo, hasta el bioquímico peor preparado podría considerar que el problema de la causalidad está resuelto. Sin embargo, sólo podrá demostrarse la causalidad próxima. Mientras tanto, los genetistas trabajan en senescencia como si fuera un proceso moldeado en el tiempo para maximalizar el vigor reproductivo en ambientes particulares (Williams, 1957; Hamilton, 1966; J. M. Emlen, 1970). Estos especialistas están al tanto de la existencia de procesos fisiológicos, pero los consideran de forma abstracta como elementos oscilantes con vistas a obtener el tiempo óptimo de senectud acorde con las garantías de supervivencia y fertilidad que prevalecen en sus poblaciones teóricas. Esta aproximación intenta resolver el problema de la causa última.

¿Cómo está ligada la causa última a la causa próxima? La causa última consiste en las necesidades creadas por el entorno: las presiones impuestas por el agua, los depredadores y otras cargas, y tales oportunidades se presentan según un espacio vital vacío, nuevas fuentes alimentarias y apareamientos accesibles. La especie responde a las exigencias ambientales mediante evolución genética a través de la selección natural, conformando inadvertidamente la anatomía, la fisiología y el comportamiento de los organismos individuales. En el proceso de la evolución, la especie experimenta la acción no sólo de la lentitud del tiempo evolutivo, que por definición abarca generaciones, sino también de la presencia o ausencia de rasgos preadaptados y ciertas cualidades genéticas profundas que afectan la proporción en que la selección puede actuar. Estas fuerzas motrices de la Evolución (véase el capítulo 3) constituyen las causas biológicas últimas, pero sólo actúan a través de largos períodos de tiempo. La maquinaria anatómica, fisiológica y de comportamiento creada por el biólogo funcional constituye la causa próxima. Actuando en las vidas de los organismos y en ocasiones considerando incluso las milésimas de segundo, esta maquinaria transporta las órdenes de los genes a una escala temporal tan apartada de la causa última, que ambos procesos, a veces, parecen estar completamente desacoplados.

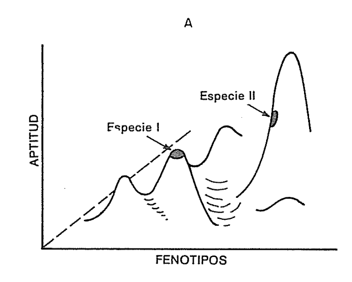
La mayor parte de psicólogos y estudiosos del comportamiento animal formados en los convencionales departamentos de psicología de las universidades, no son evolutivos en su aproximación. Además, como los buenos científicos de todas partes, siempre están intentando probar con mayor profundidad explicaciones más generales. Lo que deberían originar son determinaciones específicas de la causa última arraigadas en la Biología de poblaciones. En lugar de eso, lo que dan a luz son variables independientes y nebulosas de la Psicología teórica, como umbrales de atracción-repulsión, vigor, tendencias agregativas o cooperativas fuertemente arraigadas, etc. Y esta aproximación confunde, pues tales nociones son ad hoc y pueden asignarse tanto a la Neurofisiología como a la Biología evolutiva y desde aquí, a todo el resto del saber científico.

Las ambigüedades creadas se hallan sumergidas en el significado de causa y efecto. Pueden encontrarse ejemplos a lo largo de todo el libro y en los capítulos 4 y 5 se discutirán aspectos concretos de la teoría genética fundamental. Por el momento, veamos un antiguo ejemplo en orden a ilustrar la sutileza de la cuestión. Allee y Guhl (1942) llevaron a cabo un experimento en el que diariamente reemplazaban al residente más viejo de un grupo de siete gallinas leghorn de color blanco. Otros grupos fueron utilizados como control, es decir, inmutables. El grupo experimental, con una sustitución cotidiana superior al 10 %, permanecía, evidentemente, en estado de turbación. Los miembros se picoteaban, ingerían menor cantidad de alimento y, en consecuencia, perdían peso, mientras que los ejemplares de control medraban bien. Allee y Guhl llegaron a la plausible conclusión de que la organización en los grupos de gallinas mejora la supervivencia y se puede considerar como el fundamento de la selección natural. Sin embargo, consideremos cuales podrían ser los efectos y las causas últimas. Las jerarquías de dominación, que en estas gallinas vendrían por el orden del picoteo, muy probablemente evolucionan a nivel individual, ya que es más ventajoso vivir en un grupo estando subordinado que vivir solo. Una vez en el grupo, la gallina encontrará fructífero emplear la agresión en un esfuerzo por ascender de categoría, pero juiciosamente, sin llegar al extremo de emplear la venganza sin necesidad y de forma destructiva. En consecuencia, el orden social en dicha sociedad puede considerarse, a la luz de la segunda hipótesis, como resultado de la agresión y no como su causa. En otras palabras, agresión y dominación no han evolucionado como recursos próximos para dar lugar a una sociedad ordenada, sino que el orden es un producto secundario de la inclinación y el compromiso del comportamiento agresivo por parte de los individuos que se reúnen en grupos por otras razones.

Rasgos ideales en comparación con *óptimos permisibles.* Cuando se establece una analogía entre máquinas y organismos, puede observarse su evolución como un diseño gradualmente perfectible. En este concepto existen rasgos ideales para la supervivencia en ambientes particulares, como podrían ser el pico martilleador y la lengua extensible para el pájaro carpintero, el sistema de castas para las hormigas amazonas, etc. Pero sabemos que estos rasgos pueden variar en gran medida de especie a especie, incluso entre aquellas pertenecientes a idéntico grupo filético y que ocupan el mismo nicho. En particular, es desconcertante hallar casos frecuentes de especies con estados avanzados o intermedios en el mismo carácter.

Consideremos el problema teórico creado por especies primitivas de insectos sociales: ¿Por qué no han seguido progresando? Puede enfocarse la cuestión de dos formas extremas (Wilson, 1971a). En primer término, existe lo que podría llamarse «caso de desequilibrio». Esto quiere decir que la especie aún está evolucionando activamente hacia un nivel social superior. La situación puede originarse si la evolución social es

tan lenta que la especie está embarcada en un camino adaptativo particular pero todavía está en tránsito (véase la figura 2-6A). Bossert (1967) ha probado que si la especie está colgada a un filo de cuchillo que conduce a un máximo adaptativo, dicha especie se moverá lentamente, suponiendo que lo haga. La razón está en que el progreso hacia el fenotipo óptimo puede realizarse sólo si la especie se mueve precisamente a lo largo del sendero estrecho marcado por el filo. Si se desvía, ya sea por deriva genética o por selección inducida por una perturbación temporal en las condiciones ambientales, descenderá rápidamente por la fuerte pendiente a ambos lados del filo. La recuperación de este deslizamiento es impredecible y



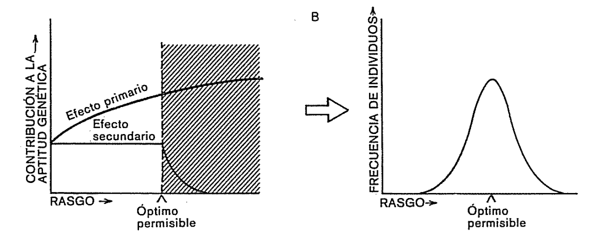


Figura 2-6

Conceptos de optimización en la teoría evolutiva. (A) *un paisaje adaptativo: superficie de fenotipos (en este caso imaginarios) en que la similitud de los genotipos correspondientes está indicada por la proximidad de los puntos sobre la superficie y su aptitud relativa por su elevación. La especie I está en equilibrio para un máximo adaptativo inferior; está caracterizada por un rasgo óptimo permisible que es menos perfecto que el rasgo ideal concebible. La especie II está en desequilibrio pues aún evoluciona hacia otro óptimo permisible.* (B) *la especie mostrada aquí está en equilibrio en un óptimo permisible de un rasgo determinado. Aunque la función primaria del rasgo fuera incluso mejorada por una intensificación indefinida del mismo, su efecto secundario empieza a disminuir la aptitud conferida al organismo cuando el rasgo supera un cierto valor. El valor umbral es, por definición, el óptimo permisible.*

puede incluso conducir a un punto inferior en la curva. Si dicho filo alcanza una ligera depresión en algún punto, la especie pudiera resultar detenida definitivamente. También puede producirse desequilibrio aún cuando la evolución social sea rápida, teniendo en cuenta que las tasas de extinción en especies que evolucionan son tan elevadas que sólo unas pocas especies llegan a conseguir el fenotipo óptimo, por lo que la mayoría se hallan en tránsito en cualquier momento dado.

En una hipótesis de desequilibrio viene implícita la suposición de que el estado social avanzado, o algún estado avanzado en particular, constituye lo *summum bonum*, el solitario pico de la curva definido por el rasgo ideal hacia el que la especie y sus parientes próximos están ascendiendo. En el extremo opuesto está el «caso de equilibrio», donde especies a distintos niveles de evolución social se hallan más o menos bien adaptadas por igual. Pueden existir múltiples máximos adaptativos correspondientes a estados sociales «primitivos», «intermedios» y «avanzados». Más concretamente, la hipótesis del equilibrio observa los bajos niveles sociales como posturas de compromiso por parte de especies que están bajo la influencia de fuerzas de selección opuestas. La especie imaginaria, representada en la figura 2-6B, se ve favorecida por una indefinida intensificación en el efecto primario del rasgo. Pero la evolución de este rasgo no puede durar siempre, puesto que un efecto secundario empieza a reducir la adecuación del organismo cuando el rasgo sobrepasa un valor determinado. La especie se equilibra en el óptimo permisible. Por ejemplo, entre los machos de carneros montaraces y otros ungulados que forman harenes, el escalafón de dominación está correlacionado intensamente con el tamaño de las astas. El límite superior del volumen de la cornamenta puede establecerse por otros efectos, como tensión mecánica y pérdida de maniobrabilidad, conjuntamente con el coste energético inherente al crecimiento y mantenimiento de la cornamenta.

Factores potenciales en comparación con los *operacionales*. Los biólogos experimentales escinden la causación en procesos complejos incrementando artificialmente la intensidad de cada factor de turno, intentando mantener constantes todos los otros factores. Por este sistema elaboran una lista de factores para los cuales el sistema es sensible y construyen curvas de la respuesta del sistema a cada uno de los factores. Nótese que los factores identificados de este modo son sólo *potenciales:* puede que actualmente actúen o no en condiciones naturales. Por ejemplo, hay experimentos que han revelado que la casta en las hormigas puede verse influenciada por al menos seis factores: nutrición larvaria, frío invernal, temperatura de post-hibernación, influencia de la reina, tamaño de los huevos y edad de la reina (Brian, 1965; Wilson, 1971a). La próxima cuestión es ¿cuál es la importancia relativa de cada uno de ellos en la naturaleza? ¿Qué factores son realmente operacionales? No se puede dar una respuesta sin efectuar estudios sobre el terreno que asesoren con respecto a todos los factores simultáneamente.

El significado de esta distinción entre factores potenciales

y operacionales es a menudo confundida por los sociobiólogos. Considerando un caso que se presta especialmente a confusión, el papel potencial del comportamiento social en control de poblaciones ha sido documentado una y otra vez con experimentos controlados, donde las poblaciones cautivas se dejaron crecer hasta que patologías sociales o fisiológicas detuvieron este crecimiento. Otros factores potenciales fueron deliberadamente eliminados de los experimentos. Se suministraron agua y alimento en cantidades suficientes, mientras que se excluyó todo tipo de depredadores. La conclusión que frecuentemente se ha alcanzado a partir de los resultados es que, el comportamiento social constituye un importante mecanismo de control de la población. Esto podría ser cierto en casos particulares, pero no puede demostrarse a la luz únicamente de experimentos de laboratorio. Los ecólogos están familiarizados con el proceso de intercompensación, que es el resultado de sólo uno o un número reducido de factores de control a la vez, conjuntamente con otros mecanismos que entran en el juego únicamente si los primeros son eliminados gracias a una mejora en las condiciones ambientales. El que el comportamiento social sea un control primario debe demostrarse en el campo en la mayor parte de casos concretos (véase el capítulo 4).

Nicho real comparado con el *predilecto*. Otro caso, especial pero igualmente importante, de factores operacionales en comparación con los potenciales, se halla implícito en la definición de nicho. A veces se usan experimentos de laboratorio para definir el nichó como un hiperespacio hutchinsoniano o espacio delimitado por los límites de cada parámetro ambiental, dentro del cual la especie puede existir y reproducirse. Los experimentos también pueden utilizarse para establecer el nicho predilecto o porción del hiperespacio donde la aptitud es máxima y los animales de experimentación, si pueden escoger, se mueven según una serie de gradientes ambientales. Debería tenerse en cuenta que el nicho predilecto puede diferir de la actual porción de hiperespacio ocupada por la especie en condiciones naturales. En hábitats marginales, el nicho predilecto puede incluso faltar por completo. Además, las especies en competencia tienden a desplazarse, una y otra, hacia partes del hábitat en las que son las mejores competidoras; esto no significa que tales reductos competitivos sean por necesidad los predilectos del nicho. La distribución ecológica local de una especie determinada y por tanto, la densidad de población e incluso la forma manifiesta de su comportamiento social, a menudo dependen de la porción de la distribución geográfica local ocupada por la población, así como de la presencia o ausencia de competidores particulares. Estos hechos, por sí mismos, deben tenerse en cuenta con respecto a algunas de las espectaculares variaciones geográficas registradas en los estudios de campo del comportamiento social.

Convergencia profunda en comparación con la *superficial*. En el estado actual de nuestros conocimientos, sería conveniente iniciar un análisis de la convergencia evolutiva per se, pues una analogía reconocida entre dos comportamientos en un caso pudiera ser mucho más profunda y significativa que en otro. Sería útil establecer una distinción entre ejemplos de convergencia evolutiva profunda y los que no lo son. Las propiedades definitorias primarias de la convergencia profunda son dos: la complejidad de la adaptación y la extensión en que la especie ha organizado su forma de vida alrededor de ella. El ojo del vertebrado y el del cefalópodo constituyen un ejemplo familiar de convergencia muy profunda. Otras características asociadas con la convergencia profunda, pero no primariamente definitorias del fenómeno, podrían ser el grado de distanciamiento a partir del origen filogenético, que ayuda a determinar la cantidad aditiva de evolución que ambas líneas filogenéticas deben recorrer hasta alcanzar el punto de convergencia, y la estabilidad. La convergencia débil viene frecuentemente marcada por la labilidad genética. Las especies relacionadas y a veces poblaciones dentro de la misma especie, difieren en el grado en que muestran el rasgo, mientras que algunas no lo presentan en absoluto.

De entre los casos más profundos y de cualquier forma, más interesantes, de convergencia en el comportamiento social, debemos incluir el desarrollo de castas de obreras estériles en las avispas sociales, la mayoría de las cuales pertenecientes a la familia Vespidae, así como en las abejas sociales, que han evolucionado a partir de antecesores no sociales de la familia Sphecidae. La convergencia de las castas de obreras en hormigas y termes todavía es más profunda, ya que las formas adultas han llegado a ser ápteras y su visión se ha reducido adaptándose a la vida subterránea. Hay que decir también que sus bases filogenéticas están considerablemente distanciadas: las hormigas se originaron a partir de las avispas tifideas, mientras que los termes lo hicieron de las primitivas cucarachas sociales. Un ejemplo de profundidad intermedia de convergencia lo constituye el origen independiente de la ostentación comunal de al menos siete grupos de pájaros. Para pasar a esta especial forma de noviazgo, una especie no sólo debe establecer épocas de apareamiento separadas de las áreas de nutrición y construcción de los nidos, sino también reducir los lazos de la pareja al breve período del apareamiento. Del mismo modo, los machos deben hacerse polígamos y renunciar a cualquier papel en la construcción y defensa del nido (Gilliard, 1962). Un segundo ejemplo de convergencia moderadamente profunda lo constituye la consecución por parte del más social de los marsupiales, el ualabi *Macropus parryi*, de un sistema social similar en muchos detalles al de los ungulados de campo abierto y de los primates que puedan encontrarse en cualquier parte del mundo. Cada agrupación es territorial, o como mínimo ocupa una zona casi exclusiva, conteniendo 30 ó 40 individuos de cualquier sexo y edad. Los machos establecen una dominación lineal merced a luchas rituales, determinando su situación en el escalafón el acceso a las hembras en estro (Kaufmann y Kaufmann, 1971). Finalmente, numerosos ejemplos de convergencia superficial pueden obtenerse a partir de la evolución de las jerarquías territoriales y de dominación, lo que constituye un aspecto del tema que se explorará detalladamente en el capítulo 13.

Grados en comparación con *ramas*. La Evolución consta de dos procesos simultáneos: mientras que todas las especies evolucionan verticalmente a través del tiempo, algunas de ellas se desdóblan en dos o más líneas que evolucionan independientemente. En el transcurso de la evolución vertical una especie o grupo de especies, en última instancia, atraviesa diversos estadios en cuanto a ciertos rasgos morfológicos, fisiológicos o de comportamiento. Si los estadios son lo suficientemente diferentes, son predilectos en cuanto a grados evolutivos. Líneas filogenéticamente remotas pueden alcanzar y pasar por los mismos grados, en cuyo caso nos referiremos a especies en que las líneas son convergentes con respecto al rasgo. Distintas especies alcanzan a menudo el mismo grado en tiempos diferentes. Denominaremos una línea que evoluciona separadamente como rama, mientras que un diagrama ramificado que muestre cómo las especies se expanden y forman nuevas especies se llamará cladograma (Simpson, 1961; Mayr, 1969). Todo el árbol filogenético contiene información acerca de los cladogramas, además de alguna medida relativa a la cantidad de divergencia entre las ramas según una escala temporal. Los sociobiólogos están interesados tanto en la gradación evolutiva del comportamiento social como en la relación filogenética de las especies entre sí. Puede verse un excelente paradigma procedente de la literatura relativa a las avispas sociales en la figura 2-7.

Instinto versus *comportamiento aprendido*. En la historia de la Biología, ninguna distinción ha producido una mayor depresión semántica que la existente entre instinto y aprendizaje. Algunos escritores, recientemente, han intentado recortar dicha afirmación declarándola como no problemática y rehusando continuar con la dicotomía instinto-aprendizaje como formando parte del lenguaje moderno. En la actualidad, la distinción sigue siendo útil, mientras que la dificultad semántica puede ser fácilmente aclarada.

La clave del problema reside en el reconocimiento de que el instinto o comportamiento innato, como se llama a menudo, se ha definido intuitivamente de dos formas muy distintas:

1. Una diferencia innata de comportamiento entre dos individuos o dos especies es la basada, al menos en parte, en diferencias genéticas. Hablamos entonces de diferencias en la componente hereditaria del modelo de comportamiento, o de diferencias innatas en el comportamiento, o de diferencias en el instinto.

2. Un instinto o modelo innato de comportamiento, es un modelo de comportamiento sujeto tanto a modificaciones relativamente pequeñas en el período de vida del organismo, como a variaciones muy pequeñas a través de la población, así como a ambas (preferiblemente).

La primera definición puede precisarse más puesto que no es sino un caso especial de la distinción común observada por los genetistas entre variación heredada y ambiental impuesta. Precisa, sin embargo, que identifiquemos una diferencia entre dos o más individuos. Así pues, según la primera definición, el color azul de ojos en seres humanos puede ser probadamente

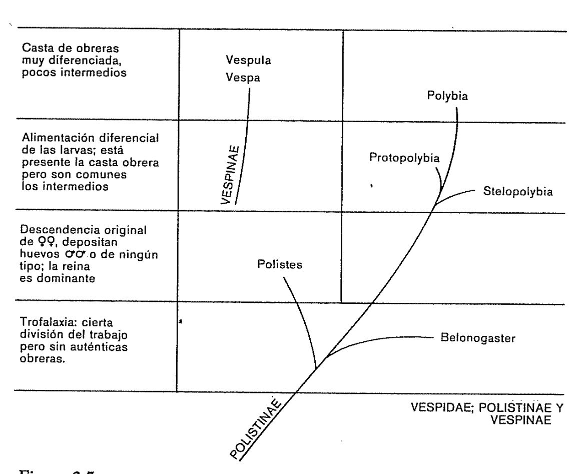


Figura 2-7
Cladogramas de dos grupos de avispas sociales, las subfamilias Polistinae y Vespinae de la familia Vespidae están proyectadas en contra de los estadios evolutivos del comportamiento social. Los grados, que van de los estados menos avanzados a los más, pueden verse en la izquierda. Los clados, o ramas separadas, son los géneros de avispas. (Tomado de Evans, 1958.)

distinto desde un punto de vista genético a los ojos castaños. Lo que carece de sentido es preguntar si el color azul de ojos, por sí solo, está determinado por el ambiente o por causas hereditarias. Obviamente, tanto los genes para el color azul de ojos como el ambiente, aportan su granito de arena en vistas al producto final. La única pregunta útil en lo que respecta a la primera definición es si los seres humanos que desarrollan ojos azules en lugar de castaños, al menos en parte, es porque poseen genes distintos de los que controlan el color castaño. Puede extenderse el mismo razonamiento a los distintos modelos de comportamiento social. Los titís *(Callicebus moloch)* y los monos ardilla *(Saimiri sciureus)* coinciden en los bosques sudamericanos, pero presentan estructuras sociales muy diferentes. Los *Callicebus* están organizados en pequeños grupos familiares consistentes en un macho adulto, una hembra adulta y uno o dos jóvenes. Cada grupo ocupa un área reducida exclusivamente, mientras que los grupos son hostiles entre sí. Los grupos de *Saimiri*, en contraste, están compuestos por números variables de machos, hembras y jóvenes. Ocupan un área mal definida y que no está defendida contra los grupos vecinos. Mason (1971) combinó experimentalmente individuos aislados con otros individuos y, variablemente, compuso grupos pertenecientes a la misma especie en orden a aislar las clases de interacción que constituyen la organización. Los resultados

de los experimentos, realizados en jaulas y en amplios espacios, pueden verse en la tabla 2-1. Las formas básicas de interacción en *Callicebus* y *Saimiri* son distintas, proporcionando explicaciones más profundas en cuanto a diferencias de organización. Pero ¿son en sí mismas innatas? Probablemente sí, pero la hipótesis todavía no ha sido sometida a una prueba definitiva. El comportamiento agresivo en los primates depende enormemente de las hormonas, y las secreciones endocrinas difieren de una especie a otra, casi con toda seguridad por causas genéticas. El próximo paso de nuestro procedimiento sería registrar las divergencias entre *Callicebus, Saimiri* y otros primates a lo largo de la variación de elementos causales referentes a la fisiología endocrina, aprendizaje, preferencias de microhábitat y otros factores de control y desviación, determinando finalmente las restantes bases de variación genética, en caso de existir.

Tabla 2-1

Tendencias al agrupamiento en dos monos de América del Sur; +, atracción; —, repulsión; ±, ambivalencia. (De W. A. Mason, 1971.)

	Respuesta a los extraños		Respuesta a compañeros familiares	
Especie	Machos extraños	Hembras extrañas	Compañeros machos	Compañeros hembras
Mono ardilla (*Saimiri* sp.)				
Macho	±	±	+++	++
Hembra	+	+++	++	++++
Tití (*Callicebus* sp.)				
Macho	±	±	++	+++
Hembra	—	—	++++	±

La segunda definición intuitiva del instinto puede comprenderse rápidamente considerando uno de los ejemplos extremos que la delimitan. Los machos de especies de polillas se ven característicamente atraídos sólo por las feromonas sexuales emitidas por las hembras de su misma especie. En algunos casos, pueden responder a las feromonas de otra especie estrechamente relacionada, pero casi nunca hasta el extremo de completar la cópula. La feromona sexual de la mariposa del gusano de seda *(Bombyx mori)* es el 10, 12-hexadecadienol. El macho sólo responde a esta sustancia, siendo particularmente sensible a un isómero geométrico (*trans*-10-*cis*-12-hexadecadienol). Además, la discriminación tiene lugar a nivel de los sensilos tricodeos, en los receptores olfativos de apariencia peluda distribuidos a lo largo de las antenas. Sólo cuando estos órganos encuentran la feromona correcta envían impulsos nerviosos a los ganglios cerebroides, acelerando la corriente eferente de órdenes que inician la respuesta sexual. No en el sentido más remoto, el aprendizaje está involucrado en semejante respuesta maquinal, lo que es típico de buena parte del comportamiento de artrópodos y otros invertebrados. Muy pocos zoólogos de invertebrados son conscientes al calificar este comportamiento de innato o instintivo, teniendo in mente tanto la primera definición como la segunda. En el extremo opuesto, tenemos las cualidades plásticas de la palabra humana y la organización social de los vertebrados, no considerando correcto nadie el etiquetar estos rasgos como de instintivos, por la segunda definición. Un instante de reflexión acerca de los casos intermedios revela que no pueden clasificarse mediante un estricto criterio comparable a la presencia o ausencia de una componente genética utilizada en la primera definición. De cualquier forma, la segunda definición nunca puede precisarse, teniendo un contenido informacional sólo cuando se aplica a casos extremos.

RAZONANDO EN SOCIOBIOLOGÍA

Buena parte de lo que sucede con la teoría en los estudios del comportamiento animal y Sociobiología es una maniobra semántica con vistas a obtener una máxima congruencia de las clasificaciones. Este proceso es útil, pero es mejor describirlo como una formación del concepto. La teoría real es postulacional-deductiva. Para formularla, identificamos primero los parámetros, luego definimos las relaciones entre ellos con la mayor precisión posible y finalmente, construimos modelos en orden a extender y probar los postulados. Una buena teoría es cuantitativa o al menos netamente cualitativa, en el sentido de que produce desigualdades fácilmente reconocibles. Sus resultados a menudo no son obvios o incluso son contrarios a la intuición. Lo importante es que exceden de la capacidad de la intuición por sí sola. Una buena teoría produce resultados que llaman la atención de los científicos y los estimula a compararlos con fenómenos no fácilmente clasificados por los esquemas previos. Sobre todo, una buena teoría puede experimentarse. Sus resultados pueden traducirse en hipótesis sujetas a verificación mediante experimentos apropiados y estudios de campo.

Del mismo modo que el biólogo experimental asegura cada factor potencial controlador de un proceso variándolo mientras que mantiene constantes los demás, el teórico predice la importancia de cada parámetro haciéndolo variar en el modelo mientras mantiene constantes los otros parámetros. Con este procedimiento, ciertos parámetros se identifican como candidatos a los papeles principales, mientras que otros se ven virtualmente eliminados de consideraciones inmediatas. Incluso entonces, la importancia relativa de los parámetros no puede suponerse hasta que sus auténticos valores sean medidos en sistemas naturales. Una vez que la teoría es consistente y correcta, proporciona una visión de todos los mundos posibles. La Biología identifica cuál de estos mundos es el que existe en la actualidad.

La teoría puede atacarse tanto a nivel fenomenológico como a nivel fundamental. A este respecto, el físico Julian Schwinger dijo, «El verdadero papel de la teoría fundamental no es con-

frontar los datos en bruto, sino explicar los relativamente pocos parámetros de la teoría fenomenológica en los términos en que se han organizado el grueso de estos datos». El ánimo del teórico fundamental es identificar el conjunto mínimo de parámetros según los cuales pueden derivarse directamente las ecuaciones describiendo los datos. Ambos niveles ya están emergiendo en algunas investigaciones sociobiológicas. Los modelos de Joel Cohen acerca del tamaño de los grupos casuales en primates forman parte de la teoría fenomenológica; pueden estar eventualmente relacionados con la teoría fundamental de la Genética de poblaciones mediante explicaciones relativas a la evolución de particulares intensidades de atracción de los grupos e individuos. Otros esfuerzos de la teoría fenomenológica intentan explicar los ciclos poblacionales como acción recíproca entre crecimiento de la población, emigración y densidad dependiente del comportamiento social. La teoría fundamental en este y otros temas está construida según el siguiente nivel. Se infiere de los parámetros demográficos que determinan el crecimiento de la población y las gradaciones comportamentales individuales que consideran la emigración y las respuestas sociales como elementos estratégicos que hacen que la aptitud genética sea máxima. En general, la teoría fenomenológica tiende a las ecuaciones que predicen los datos cuantitativos respecto a tamaño del territorio, las correlaciones ecológicas y fisiológicas de las jerarquías dominantes, papel de la diferenciación y otros rasgos de la organización social. La teoría fundamental intenta derivar estas ecuaciones a partir de los principios de la Genética de poblaciones y la Ecología.

Paradójicamente, el lazo más fuerte de los razonamientos sociobiológicos es la facilidad con que estos se desarrollan. Mientras que la Física está compuesta por resultados precisos que usualmente son difíciles de explicar, la Sociobiología comprende resultados imprecisos que pueden ser explicados con toda facilidad mediante distintos esquemas. Los sociobiólogos del pasado han visto mermado su control debido a su fallo en discriminar con propiedad los distintos esquemas. Todavía no han empleado las técnicas del modelo postulacional-deductivo, como tampoco los procedimientos de diferencia clara, que son habituales en la Física y la Biología. Los pasos de la diferencia clara fueron resumidos por John R. Platt (1964) del siguiente modo:

1. Idear hipótesis alternativas (en Biología de poblaciones y Sociobiología, este paso cuenta a menudo con el auxilio de modelos matemáticos).
2. Idear un experimento crucial o estudio de campo con resultados posibles alternados, cada uno de los cuales y en la medida que sea posible, excluirá una o más hipótesis.
3. Llevar a cabo el experimento hasta la consecución de un resultado claro.
4. Reciclar el procedimiento, realizando hipótesis secundarias o secuenciales para refinar las restantes posibilidades, etc.

En Sociobiología todavía se considera respetable utilizar lo que podría denominarse método de defensa de la ciencia en desarrollo. Un autor determinado propone una hipótesis para cierto fenómeno, seleccionando y arreglando las evidencias del modo más persuasivo posible. Otro autor rebate al anterior en parte o totalmente, exponiendo una segunda hipótesis y defendiéndola con igual convicción. El diálogo se convierte ahora en un factor significativo. Quizás en esta etapa, un nuevo autor pueda ponerse de acuerdo con uno u otro de los anteriores o concluir que ambos tienen parte de razón, pudiéndose poner de acuerdo para alumbrar una tercera hipótesis y siguiéndose el proceso a través de publicaciones y durante muchos años. A menudo este método acelera la respuesta, pero en el peor de los casos, conduce a «escuelas» de pensamiento que encapsulan la lógica durante una generación entera.

El método de defensa se ha seguido implacablemente por parte de muchos autores en la reconstrucción de la evolución social humana. En esta línea están por ejemplo Lionel Tiger y Robin Fox, que en *The Imperial Animal* esgrimen la teoría del carnívoro social con brillante claridad:

> Los rasgos principales de la economía de caza pueden describirse sucintamente.
>
> Las bases de los primates son *a)* una rudimentaria división sexual del trabajo, *b)* llevada a cabo por los machos, *c)* y la cooperación de los machos en el sistema de *d)* competición entre los mismos.
>
> Esta es una gradación reducida, cara a cara y personalizada.
>
> Está basada en una división sexual del trabajo que precisa que los machos cacen y las hembras recojan.
>
> Está basada en la manufactura de herramientas y armas.
>
> Está basada en la división de habilidades y su integración a través de operaciones de intercambio (materiales servicios y hembras).
>
> Estas son redes de alianzas y contratos entre machos.
>
> Involucran previsión, investidura, entendimiento y peligro de tomar un fuerte elemento de riesgo.
>
> Involucran relaciones sociales basadas en un sistema de crédito en cuanto a agradecimientos y obligaciones.
>
> Involucra un sistema redistributivo que opera a través de vías de intercambio y generosidad; la explotación se realiza en provecho del grupo superviviente.
>
> Este status se basa en habilidades acumulativas unidas a un control distributivo, de nuevo en provecho del grupo como un todo.
>
> Es importante considerar todos estos factores como integrados dentro de la caza. Son estratagemas sociales, intelectuales y emocionales que contribuyen a una eficaz economía de caza, del mismo modo que los músculos, articulaciones, vista, inteligencia, etc., conforman un cuerpo eficiente para la caza. Constituyen la anatomía y fisiología del cuerpo social de caza. Es un sistema de las sabanas y de la extensión de caza, constituyendo el contexto de nuestra evolución social, emocional e intelectual.

¿Qué es lo malo de este argumento? Por supuesto, es a posteriori, pero aisladamente, no es incorrecto. El tigre y el zorro pudieran incluso tener razón. Lo que realmente importa al científico, en contraposición con el contenido literario, es que la declaración está formulada de un modo que la hace deliberadamente infalsificable. Ninguna teoría debiera ser tan estimada como para que sus autores intentaran preservarla de las críticas negativas. Por el contrario, una teoría que no pueda ser mortalmente amenazada tiene muy poco valor para la ciencia. La mayor parte de artes y ciencias consisten en la for-

mulación de proposiciones falsificables justamente con este ánimo. El buen investigador no se aflige por la muerte de una hipótesis en particular. Desde el preciso momento en que ha intentado establecer múltiples hipótesis de trabajo, se ve conminado a la no supervivencia de ninguna de ellas, interesándose en ver cómo pueden formularse con simplicidad y hasta qué punto pueden hacerse competitivas.

Fue quizás inevitable que la defensa de una aproximación a la evolución humana debió producir también una teoría feminista. Esto puede verse en la obra de Elaine Morgan, *The Descent of Woman* (1972). (La Descendencia de la Mujer). Su proposición está basada en una idea de Sir Alister Hardy en el sentido de que la especie humana se vio forzada a convertirse en acuática temporalmente durante el Plioceno. El hombre, de acuerdo con este escenario, se convirtió en erecto para vadear, perdió el cabello para nadar mejor y desarrolló dedos sensibles para palpar dentro del agua lóbrega. Ni la caza con jauría, ni la dominancia masculina, ni otros fenómenos «antifeministas», tiene cabida en el esquema de Morgan. Su teoría se ve defendida con la misma convicción que caracterizó las primeras y radicalmente distintas exposiciones de Robert Ardrey, Desmond Morris y el tigre y el zorro. *The Descent of Woman* fue favorablemente revisada y comentada por respetables revistas y periódicos, adoptada por el Book of the Month Club (Club del Libro del Mes) y llegando a ser un libro de máxima venta. No importa demasiado que contenga numerosos errores, siendo mucho menos crítico en su tratamiento de la evidencia que los populares libros primeros. Lo importante es que el argumento pudiera ser aceptado como una seria lección por una gran parte de público educado. Debido a esta circunstancia frustrante, los expositores rivales es por lo único que pueden culparse. Cuando el método de defensa es sustituido por una fuerte inferencia, la «Ciencia» se convierte en un juego ampliamente abierto donde puede jugar cualquier número.

La fuerte inferencia no es absolutamente desconocida en Sociobiología. Ha sido deliberadamente empleada y con éxito variable en las investigaciones relativas a adaptación en listas de supervivencia de polillas blanquecinas (Blest, 1963), peculiaridades en la estructura social de las especies raras de hormigas (Wilson, 1963), significado adaptativo de los distintos grados de esfuerzo reproductivo en peces (Williams, 1966a, b), papel del plumaje específico en pájaros (Hamilton y Barth, 1962), la función del territorio en pájaros (Hailman, 1960; Fretwell, 1972) y la función del comportamiento de bandada en los pinzones del desierto (Cody, 1971). Hay ocasiones en que un fenómeno permite tan solo una sola explicación razonable. El falso pene de las hienas hembra es una estructura única utilizada conspicuamente como parte de las ceremonias de bienvenida de estos animales peligrosamente agresivos. Wolfgang Wickler ha sugerido que semejante órgano ha evolucionado como un mimo del auténtico pene con el fin de permitir a las hembras su participación en las comunicaciones conciliatorias de la jauría, las cuales están basadas, principalmente, en las ostentaciones del miembro viril. Kruuk (1972) ha dicho que «es imposible pensar en ninguna otra función de este especial rasgo femenino que no sean las ceremonias de encuentro»; y probablemente, está en lo cierto.

La única y mayor dificultad hallada en la construcción de hipótesis múltiples reside en hacerlas competitivas en lugar de compatibles. Un ejemplo de conjunto de hipótesis compatibles lo constituye el siguiente grupo de explicaciones hechas por diversos autores en cuanto al papel de las agregaciones de cigarras: reúnen los sexos para el apareamiento; cantan lo suficientemente alto como para confundir y rechazar a los pájaros depredadores; saturan a los depredadores locales con gran abundancia de presas, lo que permite escapar a la mayor parte de la población. Estas no sólo son proposiciones difíciles de desenredar y demostrar de la forma indicada; puede que todas ellas sean ciertas. Si más de una es cierta, debe desarrollarse eventualmente algún método para determinar su importancia relativa. El tema adquiere un orden de magnitud en dificultad. Para un conjunto de hipótesis que compitan más limpiamente, consideremos la cuestión del manejo de infantes en primates: permite a las hembras jóvenes el practicar el manejo de los infantes antes de la primiparidad; o alía a las hembras con individuos de rango superior; o tiene como consecuencia la mayor supervivencia de los infantes genéticamente relacionados con parientes de la madre. Cada una de estas hipótesis se ve potencialmente sujeta a una refutación de forma sincera (véase el capítulo 16).

La compatibilidad de las hipótesis conduce con facilidad a la falacia de la afirmación del consecuente (Northrop, 1959). En la práctica científica, la falacia adopta la forma de la construcción de un modelo particular a partir de un conjunto de postulados, obteniendo un resultado que existe en la naturaleza, concluyendo que los postulados son correctos. La dificultad se presenta cuando un segundo conjunto de postulados inspirados en modelos distintos, conducen al mismo resultado. Incluso es posible empezar con las mismas condiciones y construir modelos completamente diferentes, alcanzando idénticos resultados. He presentado este caso a partir de una población teórica en la figura 2-8. La forma en que se desarrolla la falacia es la división de las hipótesis en competencia de forma que todas excepto una puedan ser decisivamente desechadas.

Llevando las cosas hasta el extremo, la falacia de afirmar el consecuente genera lo que Garrett Hardin (1956) ha denominado panacea, palabra o «concepto» que cubre una amplia gama de distintos fenómenos y que tiene un significado diferente para cada cual que la utilice, término que intenta «explicar» cualquier cosa pero que no dilucida nada. La historia de la palabra trofalaxia ilustra vívidamente el proceso de creación de una panacea. El fenómeno en que se basó fue la donación de secreciones salivales por parte de las avispas sociales a sus aladas hermanas adultas. Emile Roubaud (1916) atribuyó un significado básico a esta especie de puente de alimentación. Lo veía como «la razón de existir de las colonias de avispas sociales», un caso de asociación originado por la explotación

trófica de las larvas por parte de los adultos. En la aplicación ulterior del término trofalaxia a este lazo, Wheeler (1918) se mostró de acuerdo con la interpretación de Roubaud y la extendió a las hormigas. Pero entonces, aguijoneado por las críticas de Erich Wasmann y A. Reichensperger, quienes estaban promocionando la teoría rival de Wasmann de los instintos sinfílicos como causante de la evolución social, Wheeler (1928) procedió a estrechar y cualificar el concepto de trofalaxia hasta el punto de convertirlo en virtualmente inútil: «No hay duda de que las secreciones glandulares de los insectos sociales son emitidas en superior volumen en los períodos de excitación, pero ya que incluso los individuos perdurantes, casta, colonia y aromas del nido son importantes medios de reconocimiento y comunicación, no hay motivo para que los olores no deban ser incluidos, conjuntamente con los estímulos gustativos, en la categoría de trofalácticos». Puesto al corriente del espíritu de la idea, afirmó que «Si comparamos la distribución del alimento en la colonia considerándola como un superorganismo, con la circulación de la corriente sanguínea ('medio interno') en el insecto individual o el vertebrado, la trofalacia, igualmente puede ser comparada con los intercambios químicos entre elementos tisulares y la sangre y entre las distintas células por sí mismas». Estas dos aseveraciones, evidentemente implican definiciones muy diferentes y la ambigüedad persiste a través de los escritos de Wheeler al respecto. Si seleccionamos la más amplia definición permitida por Wheeler, ilustrada en la primera de las dos aseveraciones, la trofalaxia debe ser el equivalente a todas las comunicaciones de tipo químico en el moderno sentido. En 1946, T. C. Schneirla, habiendo entendido mal a Wheeler (lo que constituye una falta perdonable), extendió el término trofalaxia a los estímulos táctiles. Quedó para LeMasne (1953) sugerir una reducción al absurdo definiendo trofalaxia como sinónimo de comunicación: «Mediante esta extensión, toda la vida de la sociedad se ve acompasada por el concepto de trofalaxia». En años más recientes, el término trofalaxia ha sido rescatado del olvido gracias a la tendencia a utilizarlo en su sentido original, que significa simplemente un intercambio de líquidos nutritivos ya sea mutua o unilateralmente. Muchas panaceas todavía oscurecen la literatura relativa a Biología del comportamiento, incluyendo deriva, instinto, agresión, aproximación-repulsión, altruismo y otros. En la mayoría de casos, el término no debería ser eliminado de la literatura biológica, lo que causaría aún más confusión, sino que debería afinarse con definiciones más operativas como la sugerida para la trofalaxia.

Otro proceso de pensamiento potencialmente causante de confusión en Sociobiología podría ser convenientemente designado como la falacia en la simplificación de la causa. Esta falacia consiste en elegir a priori la explicación más simple relativa a un fenómeno biológico. Una manifestación es el llamado canon de Morgan, propuesto por el psicólogo británico Lloyd Morgan en 1896. Esta ley establece que los modelos de comportamiento de un animal no debieran describirse en términos antropomórficos o de actividad psíquica superior como amor, gentileza, engaño, etc., sino que debieran interpretarse exclusivamente mediante los más simples mecanismos conocidos. El canon de Morgan ayudó a inaugurar una era de reduccionismo en la cual, incluso los modelos más complejos de comportamiento se dividieron en unas pocas categorías de respuestas, tales como reflejos, tropismos y refuerzo operante. Aún cuando la red tuvo el saludable efecto de reprimir el antropomorfismo, fue demasiado lejos. Los últimos estudiosos del comportamiento animal como Bierens de Haan (1940) y Hediger (1955) argumentaron con toda razón que el comportamiento está basado en mecanismos complejos, mientras que el

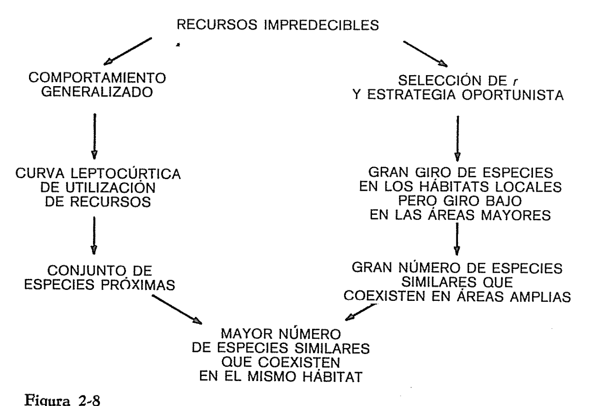


Figura 2-8
Un ejemplo de dos modelos distintos que empiezan con la misma condición y llegan a la misma predicción. Cualquier modelo «experimentado» por sí mismo conduciría a la Falacia de Afirmar el Consecuente. (Basado en Roughgarden, 1974, y comunicación personal.)

meollo de sus estudios reside en explicar los mecanismos de la forma más correcta posible y no la más simple. Todavía podemos permitirnos el lujo de compartir el complaciente punto de vista de Edward A. Armstrong, expresado en *Bird display and behaviour* (Ostentación y comportamiento de los pájaros) en los siguientes términos: «Hay algo que debemos agradecer a la naturaleza y es que, teniendo unos puntos de vista estrictamente prácticos, haya mejorado la creación de una abundante belleza eliminándolos».

Una variante más sofisticada de la misma falacia ha sido esgrimida por G. C. Williams (1966a) en la construcción de una hipótesis evolutiva:

> El rasgo fundamental, o sería quizás mejor llamarlo *doctrina,* es que la adaptación constituye un concepto especial y oneroso que sólo debiera utilizarse donde fuera realmente imprescindible. En tal caso, no debería

atribuirse a un superior nivel de organización del requerido por la evidencia. Al explicar la adaptación, debería suponerse la adecuación de la forma más simple de selección natural, que es la de los alelos alternativos en poblaciones mendelianas, a no ser que la evidencia muestre con claridad que esta teoría no basta.

El canon de Williams constituyó una fuerte reacción contra los excesos de explicaciones que invocaban la selección de grupos y una estructura social superior en poblaciones que habían sido precipitadas por los primeros autores, en particular V. C. Wynne-Edward con *Animal dispersion in relation to social behaviour* (Dispersión animal en relación con el comportamiento social) (1962). Sin ir más lejos, la aversión de Williams hacia la hipótesis de la selección de grupo le condujo erróneamente a decantarse en favor de la selección individual. Tal y como veremos en el capítulo 5, la selección de grupo y los niveles superiores de organización, no importa lo intuitivamente improbables que puedan parecer, son al menos teóricamente posibles bajo una amplia gama de condiciones. El núcleo de la investigación no debería consistir en la defensa de la explicación más simple, sino en enumerar todas las explicaciones posibles, las improbables y las imposibles, sometiéndolas a pruebas con el fin de eliminar algunas de ellas.

Semejante experimentación consumiría tiempo considerable. La Sociobiología, particularmente la evolutiva, no es una ciencia cuyas ideas puedan investigarse mediante rápidos y elegantes experimentos de laboratorio. Por ejemplo, uno de los estudios suficientemente etológicos que pueden citarse es el análisis del cortejo en el pato de ojos dorados *(Bucephala clangula)* debido a Benjamin Dane y colaboradores (Dane y col., 1959; Dane y Van der Kloot, 1964). Estos biólogos examinaron 6700 m de película tomada en el campo con el fin de compilar una lista certera y exhaustiva de ostentaciones, midiendo la duración de cada una de ellas y las probabilidades de transición de todas las parejas en cada fase del noviazgo. En un notable estudio de tres años y medio de los leones del Serengeti, George Schaller invirtió 2900 horas y recorrió 149 000 km. Las cuestiones entomológicas pueden ser igual de exigentes. En orden a dilucidar los cambios que se producen en los programas de trabajo de las abejas de la miel con la edad, Sekiguchi y Sakagami (1966) invirtieron 720 horas compilando datos relativos a 2700 individuos marcados por separado, mientras que Lindauer (1952) estuvo observando a una sola obrera por espacio de 176 horas y 45 minutos.

La sociobiología de los primates puede ser incluso más onerosa en cuanto a inversión de tiempo. Nuestros conocimientos han sido obtenidos principalmente merced a esfuerzos excepcionales en los estudios de campo, que se han visto acelerados durante los últimos 25 años. Antes de 1950 no se habían dedicado más de 50 meses por investigador a tales estudios. Hacia 1966, el tiempo acumulativo de campo había pasado a 1500 meses por investigador, creciendo exponencialmente a partir de entonces. Las investigaciones realizadas en los 4 años que van de 1962 hasta 1965 exceden a todas las llevadas a cabo con anterioridad (Altmann, 1967b). La mayoría de las veces, debemos calcular 100 horas por investigador en cuanto a observación para obtener un idea suficiente acerca de la organización del grupo y las señales de comunicación en que éste se basa. Unas mil horas, lo que significa aproximadamente un año de trabajo en el campo, proporcionan una idea bastante exacta sobre la naturaleza de las relaciones individuales, cambio estacional e incluso de la ontogenia del comportamiento y la socialización. Poirier (1970a), por ejemplo, consiguió este nivel en cuanto a los langures de Nilgiri *(Presbytis johnii)* con 1250 horas, mientras que T. W. Ransom invirtió 2555 horas a lo largo de 15 meses con una tropa de babuinos verdes (Ransom y Rowell, 1972). Los datos que proporcionaron tales esfuerzos fueron muy detallados: cada individuo puede ser reconocido, su idiosincrasia registrada y el desarrollo de su status social cartografiado con cierta extensión. Es entonces cuando la estructura fina de la comunicación empieza a emerger. Tal y como veremos en próximos capítulos, este nuevo nivel de información es vital para el futuro desarrollo de la Sociobiología. En 1938, F. Fraser Darling expresó la cuestión en los siguientes términos: «Se me ha mostrado sin lugar a dudas que una ojeada a los minutos, horas, días o incluso semanas que han proporcionado la observación de la vida de un pájaro como afición, son inadecuadas para una interpretación o solución de los problemas más profundos de la Evolución, selección natural y supervivencia en el mundo de los pájaros. Necesitamos tiempo, tiempo y tiempo y un sentido de la eternidad. Nuestros esquemas del comportamiento deben detallarse en el tiempo del mismo modo que en el espacio».

Capítulo 3

La fuerza motriz de la evolución social

En este capítulo realizaremos una incursión en lo que podría denominarse historia natural de la Sociobiología, en contraposición a su teoría básica. Ya que la Historia Natural es en ocasiones tan divertida, explicaré brevemente las razones fundamentales de los tres próximos capítulos conjuntamente. Así podrá el lector escoger entre eludir el presente capítulo o revisarlo con profundidad. En cualquier caso, debería estudiar con gran atención los capítulos 4 y 5 con el fin de obtener una sólida comprensión de los fundamentos de la Sociobiología.

Este capítulo contiene el siguiente argumento principal. Los determinantes capitales de la organización social son los parámetros demográficos (tasas de natalidad, de mortalidad y tamaño de equilibrio de la población), las tasas de flujo genético y los coeficientes de relación. Tanto en sentido evolutivo como funcional, estos factores que serán analizados más formalmente en el capítulo 4, orquestan los comportamientos de conjunto de los miembros del grupo. Pero ya que los biólogos empiezan a entenderlos mejor, observan que la cadena de causación ha sido trazada para un solo desligamiento. ¿Qué es entonces lo que explica las determinantes? Estas fuerzas motrices de la evolución social pueden dividirse en dos amplias categorías de fenómenos muy diversos: *inercia filogenética* y *presión ecológica*.

La inercia filogenética, similar a la inercia en Física, consiste en propiedades básicas de la población que determinan la extensión en que su evolución puede encaminarse hacia una u otra dirección, así como hasta qué punto su tasa de evolución puede acelerarse o aminorarse. La presión ambiental es simplemente el conjunto de todas las influencias del entorno, tanto condiciones físicas como temperatura y humedad, como la parte viva de este entorno, incluyendo la presa, el depredador y los competidores, que constituyen los agentes de la selección natural y establecen la dirección en que evoluciona la especie.

La evolución social es el resultado de la respuesta genética de la población a la presión ecológica, dentro de las limitaciones impuestas por la inercia filogenética. Típicamente, la adaptación definida por la presión es reducida. Podría ser la explotación de un nuevo tipo de alimento, o la utilización más plena de uno antiguo, una habilidad competitiva superior contra una especie formidable, una defensa más fuerte contra un depredador particularmente efectivo, la habilidad en penetrar en un hábitat nuevo y problemático, etc., Semejante adaptación unitaria se manifiesta en la elección y acción recíproca de los comportamientos que constituyen la vida social de la especie. En consecuencia, el comportamiento social tiende a ser idiosincrásico. A esto se debe que cualquier discusión de las fuerzas motrices tome la forma de historia natural. El resto del capítulo trata sobre un estudio de diversas clases de inercia filogenética y presión ecológica, así como sobre el primer intento de dilucidar sus importancias relativas.

INERCIA FILOGENÉTICA

La inercia elevada implica resistencia al cambio evolutivo, mientras que si es reducida origina un grado relativamente alto de labilidad. La inercia incluye gran cantidad de lo que los evolucionistas han denominado siempre preadaptación y que es una predisposición fortuita del rasgo a adquirir funciones distintas a las que originalmente sirviera, pero hay aspectos del proceso involucrado que caen fuera del ordinariamente limitado uso del término. Además, tal y como intento establecer aquí, existe una ventaja en continuar con la analogía física, al menos en los primeros estadios del análisis de la evolución del comportamiento.

Los sociobiólogos han hallado ejemplos de diversidad filogenética que son resultado de diferencias de inercia entre líneas en evolución. Uno de los más espectaculares es la aparición restringida de comportamientos sociales superiores en los insectos. De las doce o más ocasiones en que se ha observado una auténtica vida colonial (eusocialismo) en insectos, sólo en una, los termes, se sabe que se ha producido fuera del orden de los himenópteros, o sea, en insectos diferentes a hormigas, abejas y avispas. W. D. Hamilton (1964) ha argüido con lógica sustancial y amplia documentación, que esta peculiaridad se debe al sistema haplodiploide de determinación del sexo que utilizan los himenópteros y un reducido número de otros organismos, según el cual los huevos fertilizados originan hembras y los no fecundados machos. Una consecuencia de la haplodiploidía es que las hembras están más estrechamente relacionadas con sus hermanas de lo que lo están con sus propias hijas. De cualquier forma y dejando las restantes cuestiones donde están, una hembra aportará genes a la próxima generación con mayor probabilidad criando una hermana que una hija. El resultado probable de la evolución es la aparición de castas de hembras estériles y de una organización colonial centrada en una sola hembra fértil. Ésta es, de hecho, la condición típica de las sociedades de himenópteros. (Para una crítica más completa de las ventajas y dificultades de esta idea, véase Wilson, 1971a y Lin y Michener, 1972, así como el capítulo 20.)

La haplodiploidía es un ejemplo de inercia que arranca de un rasgo básico en la biología de un particular grupo de organismos. Otro rasgo es la tendencia de algunos invertebrados inferiores, como esponjas, celentéreos y briozoos (Ectoprocta), a formar agregaciones mediante gemación asexual, sistema reproductivo asociado simplemente con la organización de su cuerpo. El hábito de la agregación es más pronunciado en dos grupos marinos dominantes de hábitos sésiles: los corales, que forman la gran masa de los arrecifes tropicales, y las esponjas y briozoos, que constituyen los elementos principales de las comunidades incrustantes de los organismos abisales en todas partes. Esta adaptación principal se estableció no más tarde que a principios del Paleozoico y su consecuencia fue la producción de grupos de individuos genéticamente idénticos. El altruismo es fácil para tal tipo de individuos; de hecho, tal forma de comportamiento en ellos desde un punto de vista técnico, no es ni siquiera altruismo. A decir verdad, las formas corporales primitivas de estos animales les capacitaban para unirse físicamente entre sí en vistas a especializar la función individual y a dividir el trabajo al coste relativamente bajo de unas pocas alteraciones básicas en la anatomía y el comportamiento. El resultado, si este punto de vista de la causa y el efecto es acertado, son los extraordinarios «superorganismos» formados por colonias de las líneas más avanzadas filéticamente (capítulo 19).

Una importante componente de la inercia es la variabilidad genética de una población o, para ser más precisos, la cantidad de variabilidad fenotípica referible a la variación genética. La proporción en que una población responde a la selección depende exactamente de la extensión de dicha variabilidad. La inercia, en este caso, se mide según la proporción del cambio de las frecuencias relativas de los genes que ya existen en la población. Si un cambio ambiental hace que los viejos rasgos de la organización social sean inferiores a los nuevos, la población puede evolucionar con relativa rapidez hacia nuevos rasgos siempre y cuando los genotipos apropiados puedan obtenerse a partir del sustrato genético ya existente. La población evolucionará hacia el nuevo rasgo a una proporción que estará en función del producto del grado de superioridad de dicho nuevo rasgo, refiriéndose a la intensidad de selección y a la cantidad de variabilidad fenotípica con base genética. Imaginemos una población no territorial enfrentada a un cambio ambiental que haga la territorialidad extremadamente ventajosa. Supongamos que una pequeña fracción de individuos ocasionalmente desarrollen los rudimentos de un comportamiento territorial y esta tendencia tenga una base genética. Podemos esperar que la población evolucione con relativa facilidad, digamos entre 10 y 100 generaciones, hasta llegar a un sistema de organización primariamente territorial. Consideremos ahora una segunda población en idénticas circunstancias, pero con un desarrollo ocasional del comportamiento territorial sin bases genéticas, con lo que cualquier genotipo de la población tiene las mismas probabilidades de conseguirlo. En otras palabras, la variabilidad genética del rasgo es nula. En este segundo caso, la especie no evolucionará en dirección al comportamiento territorial.

Existen algunos casos intrigantes en los que las poblaciones no han alterado su comportamiento social hacia lo que parece ser una forma más adaptativa. La foca gris *(Halichoerus grypus)* ha extendido su área de distribución en los últimos años a partir de los icebergs del Atlántico norte, donde vive en parejas o pequeños grupos, hacia el sur, donde habita en grandes grupos a lo largo de los acantilados y playas rocosas. Bajo estas nuevas circunstancias, las hembras deberían adoptar el hábito característico en otros pinnípedos coloniales de limitar su atención estrictamente a sus propias crías. Pero esto no ha sucedido. Las madres no son capaces de discriminar las crías durante el período de lactancia, por lo que muchos de los pequeñuelos más débiles fallecen por inanición (E. A. Smith, 1968). Un segundo caso de lactancia indiscriminada posible-

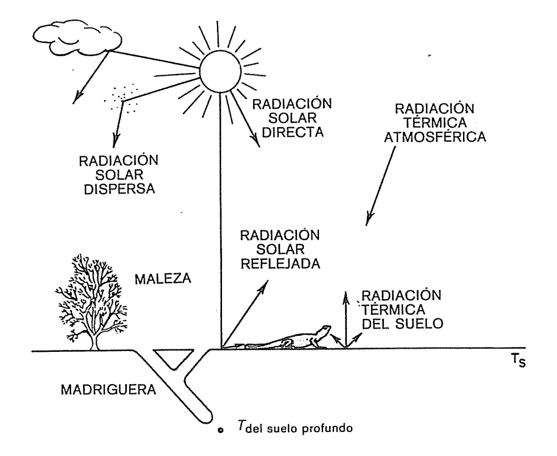
mente maladaptativa, ha sido registrado en una especie de murciélagos mexicanos *(Tadarida mexicana)* por Davis y col. (1962). Las madres facilitan su leche no sólo a los jóvenes de otras hembras sino también ocasionalmente a otros adultos. Las hienas moteadas del Serengeti, a diferencia de sus parientes del cráter del Ngorongoro, subsisten de piezas que son migratorias durante buena parte del año. Se comportan como si trataran con poblaciones fijas de ungulados, de forma que parecen adaptadas a un ambiente como el del cráter del Ngorongoro en lugar de a las inestables condiciones del Serengeti. Los cachorros permanecen inmóviles y dependen de la madre durante largos períodos de tiempo, no habiendo sido dados a luz durante la época más favorable del año. Diversas formas específicas de comportamiento en las hienas están claramente conectadas con un sistema territorial obsoleto. Incluyen formas estereotipadas de señales olfativas, «patrullas fronterizas» y agresiones directas contra los intrusos (Kruuk, 1972).

Todo esto nos lleva a plantear la pregunta de si las focas grises y las poblaciones de hienas no han podido adaptarse debido a que las alteraciones sociales necesarias no están dentro de sus perspectivas genéticas inmediatas. ¿O realmente tienen capacidad y están evolucionando, pero todavía no han tenido suficiente tiempo? Una tercera posibilidad sería que la variabilidad genética requerida está presente pero la población no puede evolucionar más debido al flujo genético de las poblaciones próximas adaptadas a otras circunstancias. Esta última hipótesis, la del «encharcamiento» genético, es básicamente la explicación ofrecida por Kummer (1971) en cuanto a los rasgos maladaptativos de la organización social de las poblaciones de babuinos que viven más allá de los límites de los hábitats predilectos. Sugiyama (1967) ha ofrecido una hipótesis similar en cuanto a la gran cantidad de grupos belicosos e inestabilidad social observada en langures *(Presbytis entellus)* del sur de la India. Estos monos comen hojas y son miembros de un grupo casi exclusivamente arborícola, organizado según la dominancia de un macho. Los langures indios presentan evidencias de haberse adaptado recientemente a la vida en el suelo, pero han conservado el sistema de un solo macho, forma de organización que es menos estable en comunidades que habitan en el suelo.

El éxito o el fracaso en el desarrollo de un determinado mecanismo social depende a menudo de la presencia o ausencia de una *preadaptación* en particular, o estructura preexistente, proceso fisiológico o forma de comportamiento ya funcional en otro contexto y que merece confianza como piedra de toque en cuanto a las esperanzas de una nueva adaptación. Avicularia y vibracularia, dos de las más extravagantes formas de individuos especializados que pueda encontrarse en colonias de briozoos, sólo se dan en el orden ectoprocto de los Cheilostomata. La razón es simple: sólo ellos poseen opérculo, una tapa que cubre y protege la boca del organismo. Las estructuras esenciales de las castas especializadas, el pico de avicularium utilizado para rechazar a los enemigos y la seta de vibraculum, fueron derivados en la evolución a partir del opérculo (Ryland, 1970). Las aves paserinas acomodan las demandas crecientes relativas a defensa territorial y reproducción en la época de apareamiento aumentando su gasto energético total. Pero idéntica opción es comparable a la de los colibríes, cuyo revoloteo ya es muy costoso desde un punto de vista energético. Por el contrario, los colibríes mantienen un gasto de energía casi constante e invierten menos tiempo en el período de apareamiento que en sus actividades no sociales (Stiles, 1971). El parasitismo social es boyante en las hormigas pero prácticamente ausente en abejas y termes. El motivo parece ser simple pues las reinas frecuentemente retornan a los nidos de sus propia especie después del vuelo nupcial, predisponiéndose a entrar también en los nidos de otras especies, mientras que las de las abejas y termes no lo hacen (Wilson, 1971a).

Si está ampliamente definida, la preadaptación puede considerarse como una fuerza penetrante en la historia de todas las especies que crea efectos multiplicativos, alcanzando todos los caminos del comportamiento social. Cada organismo, para ser más específico, debe hallar un lugar para vivir. Debe ocupar un espacio del que pueda extraer energía, así como burlar a sus depredadores, moviéndose dentro de los márgenes de humedad y temperatura que pueda tolerar. Una especie en evolución exprime y modela su fisiología hasta este extremo. Su comportamiento se ve determinado por las oportunidades particulares que le presente su ambiente. Vamos a considerar el caso especial de un vertebrado desértico de sangre fría, la iguana *Dipsosaurus dorsalis*. La vida de esta criatura se ve regida hasta un grado desusado por fluctuaciones térmicas. Su temperatura predilecta es de 38,5 °C pero no puede soportar más de 43 °C durante prolongados períodos de tiempo. Remitiéndose a esta información básica, Porter y col. (1973) establecieron el régimen térmico del ambiente de estos animales con detalle, en orden a delinear sus horarios anuales y diurnos. Tuvieron un amplio éxito (figura 3-1), apoyando la conjetura de que estos animales aprovechan al máximo el hábitat según las limitaciones de la termorregulación. Los comportamientos sexual, territorial y otros se ven confinados a los arropamientos tiempo-hábitat definidos por las necesidades térmicas. Los límites se ven también impuestos por las formas de comunicación, control temporal de los acontecimientos estacionales y diarios, etc. Un último resultado es la predisposición (o sea, preadaptación) a ciertos modos de organización social. En general, sólo podemos esperar la comprensión de estas limitaciones cuando los más importantes factores gobernantes sean identificados y analizados. Las técnicas adicionales relativas a análisis de microclimas, haciendo especial referencia al comportamiento animal, han sido proporcionadas por Bartlett y Gates (1967), Porter y Gates (1969) y Gates (1970).

El tipo de alimentos que utilizan las especies también puede guiar la evolución del comportamiento social. En el capítulo 2 se estableció que las fuentes nutritivas predecibles y dispersas conducen a un comportamiento territorial, mientras que las fuentes distribuidas impredeciblemente a lo largo del tiempo favorecen la existencia colonial. Un precepto secundario es que



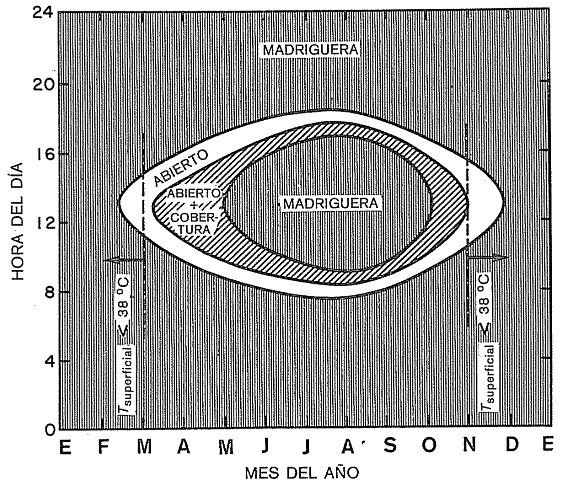


Figura 3-1

Predicción del programa de actividad en un animal de sangre fría. La figura superior indica la corriente de energía solar en la iguana del desierto Dipsosaurus dorsalis *y en su ambiente inmediato. La figura inferior muestra los tiempos y lugares esperados en los que el lagarto puede estar dentro de su intervalo de temperatura predilecta* (T), *o sea, de 38,5 a 43 °C. Una adecuada aproximación al programa real indica que la termorregulación es una necesidad intensamente controlada en la vida de la especie. (Modificación de Porter y col., 1973.)*

las grandes y peligrosas rapiñas promocionan elevados grados de comportamiento cooperativo y altamente altruista. Hay aún otra muy general relación concerniente a la posición en la cadena trófica: los herbívoros mantienen superiores densidades de población y áreas de distribución pequeñas, mientras que los carnívoros como lobos y tigres son escasos y utilizan grandes áreas de distribución. El motivo es que las sustanciales fugas de energía debidas a la respiración pasan, debido a las cadenas tróficas, de las plantas a los herbívoros y luego a los carnívoros. De hecho, sólo alrededor de un 10 % de la energía se transfiere con éxito de un nivel trófico al siguiente. La exacta medida utilizada en esta generalización es la eficacia ecológica, definida del siguiente modo:

$$\text{Eficacia ecológica} = \frac{\text{Calorías producidas por la población que son consumidas por sus depredadores}}{\text{Calorías que consume la población cuando se alimenta de su propia presa}}$$

Supongamos que estudiáramos un ecosistema muy simple, consistente en un campo de trébol, los ratones que se comen el trébol y los gatos que se comen a los ratones. De acuerdo con el «10 %» de eficacia ecológica, deberíamos esperar que por cada 100 calorías de trébol devorado por los ratones y por unidad de tiempo, aproximadamente 10 calorías de ratón deberían ser consumidas por los gatos en la misma unidad de tiempo. La eficacia ecológica del ratón, con referencia a los gatos, es del 10 %. Medidas efectuadas en diversos ecosistemas han demostrado que las eficacias ecológicas, actualmente, oscilan entre el 5 y el 20 %. En su mayoría están suficientemente próximas al 10 % como para hacer útil esta medida, en primera aproximación. E incluso con esta calificación, la cosa está lo suficientemente ajustada como para ser tenida en cuenta en una visión general de la organización de los ecosistemas: las cadenas tróficas presentan más de cuatro o cinco eslabones. La explicación es que un 90 % de reducción (aproximadamente) en la productividad resulta en sólo $(1/10)^4 = 0{,}0001$ de la energía transferida de las plantas verdes disponibles al quinto nivel trófico. De hecho, el último carnívoro que está utilizando 0,0001 de las calorías producidas por las plantas, de las cuales depende en última instancia, debe estar distribuido aquí y allá recorriendo grandes extensiones en sus actividades. Los lobos han de viajar muchos kilómetros diariamente para encontrar bastante energía. Las áreas de distribución de los tigres y otros grandes felinos cubren a menudo centenares de kilómetros cuadrados, mientras que los osos polares y las ballenas asesinas van y vienen a través de distancias incluso mayores. Esta exigente existencia ha ejercido una fuerte influencia evolutiva sobre detalles del comportamiento social.

Finalmente y para completar esta ligazón entre Ecología

del comportamiento y Sociobiología, las acciones competitivas con otras especies son capaces de constreñir la evolución social de las poblaciones. El siguiente ejemplo, proporcionado por J. H. Brown (1971), ilustra una de las formas que puede tomar esta relación. En las laderas inferiores de las montañas de Nevada, pobladas por bosques de pinos y enebros muy esparcidos, la ardilla *Eutamias dorsalis* es capaz de excluir a la especie *E. umbrinus* por comportamiento territorial. Pero en las elevaciones superiores, donde el pino y el enebro alcanzan tal densidad que sus ramas se entrecruzan, *umbrinus* excluye a *dorsalis*. El motivo de este cambio es que el comportamiento territorial en situación de abundante vegetación es menos efectivo; *dorsalis* desperdicia mucho tiempo persiguiendo inútilmente a la especie menos agresiva *umbrinus*, la cual es capaz de escapar con facilidad a través de la vegetación y dedicarse a sus asuntos. En estas circunstancias, *umbrinus* excluye a *dorsalis* al triunfar en la competencia por el alimento. Enfrentada a presiones opuestas de selección generadas por competidores y alimento o competidores y oportunidad de reproducción, cada especie debe «elegir» un repertorio apropiado de respuestas de comportamiento en orden a la supervivencia.

Las componentes de la inercia filogenética incluyen muchos *factores antisociales*, que son las presiones de la selección tendentes a mover a la población hacia un estado menos social (Wilson, 1972a). Los insectos sociales y probablemente otros organismos altamente coloniales, han de luchar contra el «efecto de la reproductividad»: cuanto mayor es la colonia, menor es la tasa de producción de nuevos individuos por miembros de la colonia (Michener, 1964a; Wilson, 1971a). Las grandes colonias, en otras palabras, usualmente producen un total superior de nuevos individuos en una estación dada, pero el número de tales individuos dividido por el de los ya existentes en la colonia es menor. En última instancia, esto significa que el comportamiento social puede evolucionar sólo si las grandes colonias sobreviven a una tasa significativamente más elevada que las pequeñas, y si los individuos protegidos por las colonias sobreviven mejor que los dejados indefensos. Por otra parte, la menor reproductividad de las colonias mayores causará que la selección natural reduzca su tamaño y quizás también que elimine la vida social.

En los mamíferos, el principal factor antisocial parece ser la escasez crónica de alimentos. Los machos adultos de coatí *(Nasua narica)* en América Central se reúnen con las bandas de hembras y jóvenes sólo cuando hay en los árboles grandes cantidades de alimento, época en que tiene lugar el apareamiento. En otras estaciones, cuando el alimento es más escaso, los machos son activamente expulsados de las bandas. Las hembras y los jóvenes empiezan a alimentarse cooperativamente de los invertebrados existentes en el suelo del bosque, mientras que los machos solitarios se concentran en una presa más grande (Smythe, 1970a). El alce *(Alces americana)*, a diferencia de muchos de los otros grandes ungulados astados, es esencialmente solitario en sus hábitos. No sólo los machos permanecen apartados durante la época de celo, sino que las hembras dejan los claros del bosque hacia la época en que los pequeños son capaces de defenderse de los lobos, sus principales depredadores. Geist (1971a) ha argüido persuasivamente que esta reducción del comportamiento social, lo que de otro modo conferiría mayor protección contra los lobos, se ha visto forzada por la evolución de una estrategia oportunista en la alimentación. Los alces dependen en gran medida del pasto de una segunda cosecha, particularmente del que crece después de un incendio. Esta fuente alimentaria presenta una distribución irregular y está sujeta a carestías periódicas, especialmente cuando las nevadas invernales son intensas. Ejemplos paralelos que involucren suministro alimentario pueden citarse en relación con roedores y primates. En este último grupo, la tónica general parece ser que los machos adultos se unen al grupo (y las sociedades crecen más y de forma más compleja) sólo cuando deben representar papeles típicamente masculinos, tales como la defensa, o el cuidado paterno, muy importante este último para el vigor de la prole.

Una tercera fuerza potencialmente antisocial es la selección sexual. Cuando las circunstancias favorecen la evolución de la poligamia (véase el capítulo 15), aumenta el dimorfismo sexual. Típicamente, los machos se hacen mayores, más agresivos y más conspicuos en virtud de su exagerado comportamiento y de sus características anatómicas secundarias. Como resultado, los machos se integrarán más improbablemente dentro de la sociedad formada por hembras y jóvenes. Esta es la explicación aparente para las sociedades centradas en las hembras que caracterizan a ciervos, antílopes de las llanuras africanas, cabras montaraces y otros ungulados cuyos machos entran en combate para establecer harenes durante la época de celo. En los elefantes y leones marinos, así como en otros pinnípedos muy dimórficos, el gran tamaño corporal y el agresivo comportamiento de los machos ocasionalmente conduce a daños físicos accidentales o en casos extremos, a la muerte de los jóvenes. El dimorfismo en el tamaño también puede conducir a distintos requerimientos energéticos y lugares de reposo, lo que tiene un efecto disruptivo todavía mayor. Un individuo de gran tamaño necesita un dominio mayor y probablemente también, un régimen alimenticio distinto para mantener sus necesidades energéticas. También se nutrirá probablemente de una gran variedad de alimentos (Schoener, 1971). En los orangutanes, el macho adulto por ejemplo, pesa casi dos veces lo que una hembra. En estudios de una población de Borneo, Peter S. Rodman (comunicación personal) apuntó notables diferencias en el comportamiento alimentario de los dos sexos. Las comidas en los machos duraban, por término medio, 50 minutos, mientras que las hembras invertían 35. El macho se movió, también por término medio, sólo 0,62 veces en una hora, mientras que la hembra, 0,90. Según una media de 12 horas por día, el macho se alimentó 8 veces y se movió 7, mientras que la hembra lo hizo 8 veces y se movió 11. La hembra visitó más árboles frutales y comió de ellos por un período de tiempo más corto en cada uno. En virtud de su menor tamaño, las hembras parecen ser capaces de elegir frutos en un estado más favo-

rable de desarrollo. Todas estas diferencias contribuyen a la separación de sexos en el orangután, que es esencialmente una especie solitaria. Pero ¿cuál es la causa y el efecto en esta relación? Es igualmente concebible que la fuerza inercial primaria sea la ventaja para la familia de diversificar la dieta y los ritmos alimentarios de sus distintos miembros. La divergencia provocaría dimorfismo sexual, que a su vez causaría poligamia y disrupción social. Las posibles alternativas en la relación causa-efecto pueden verse en la figura 3-2.

Un cuarto factor antisocial y posiblemente muy extendido es la pérdida de eficacia y de vigor individual, merced a la endogamia. La organización social, separando grupos entre sí, estrechando la asociación entre parientes y reduciendo el movimiento individual, tiende a restringir la corriente genética dentro de una población. Como resultado, aumentan la endogamia y la homozigosis (véase el capítulo 4). Poseemos muy poca información acerca de la importancia de este factor en poblaciones reales. Casi con toda seguridad, varía grandemente el efecto de caso a caso, a causa de las cualidades idiosincrásicas en cuanto a organización social y corriente genética que caracterizan la biología de las especies.

La magnitud de la inercia filogenética puede medirse comparando las respuestas evolutivas de líneas filéticas estrechamente relacionadas a presiones selectivas divergentes. Al final microevolutivo de la escala, donde una inercia débil es detectada primero, puede realizarse un análisis en poblaciones de laboratorio. Los resultados sólo serán aplicables parcialmente, debido a que pueden medir la heredabilidad del rasgo pero no la capacidad adaptativa del estado del carácter recientemente evolucionado, en condiciones naturales. Estudios comparativos de campo sobre especies estrechamente relacionadas que ocupan distintos hábitats pueden arrojar luz, bajo circunstancias adecuadas, dentro de la inercia microevolutiva, sin alterar ninguno de sus parámetros naturales. Con una inercia creciente, es decir, con una labilidad decreciente del rasgo, la divergencia evolutiva entre líneas filéticamente relacionadas sólo puede detectarse a partir de comparaciones entre categorías taxonómicas superiores. El género puede ser adecuado, como en el análisis de la socialización de *Papio* comparado con *Presbytis* (capítulo 2). La familia, en primer término, puede revelar una divergencia, como en el caso del parasitismo exuberante de las hormigas pertenecientes a la familia de los Formicidae, pero raro en las abejas pertenecientes a la familia Apidae. A nivel de orden, tenemos la marcada tendencia de los Hymenoptera a producir formas eusociales, en contraposición a los Diptera, que son exclusivamente solitarios.

Las distintas categorías de comportamiento oscilan enormemente en cuanto a la cantidad de inercia filogenética. Entre los caracterizados por grados relativamente bajos de inercia se cuentan la dominación, territorialidad, cortejo y construcción del nido. Los comportamientos poseedores de una gran inercia incluyen un aprendizaje complejo, respuestas nutritivas, postura y cuidado parental. En el caso de los sistemas poco inerciales, pueden añadirse o descartarse muchas componentes del comportamiento e incluso toda la categoría, en el transcurso de la evolución de una especie a otra. Hay como mínimo cuatro aspectos de categoría conductual o sistemas morfológicos o fisiológicos particulares que determinan el comportamiento y que gobiernan la inercia:

1. *Variabilidad genética.* Esta propiedad de las poblaciones puede esperarse que cause diferencias entre poblaciones en categorías sociales de baja inercia.
2. *Factores antisociales.* Son procesos idiosincrásicos y que generan inercia a diversos niveles.
3. *Complejidad del comportamiento social.* Cuanto más numerosos sean los constituyentes del comportamiento y más elaborada la maquinaria fisiológica requerida para producir cada componente, mayor será la inercia.
4. *Efecto de la evolución sobre los otros rasgos.* En la medida en que la eficacia de los otros rasgos se ve empeorada por alteraciones del sistema social, la inercia se incrementa. Así pues, si el asentamiento de comportamientos territoriales va demasiado lejos en el tiempo de nutrición o expone a los individuos a una depredación excesiva, la evolución del comportamiento territorial se verá reducida o frenada.

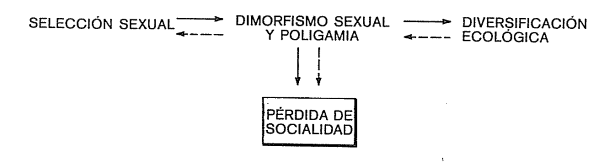


Figura 3-2

Las dos posibles vías alternativas de causa y efecto en la evolución de una condición solitaria en el orangután y animales polígamos similares.

PRESIÓN ECOLÓGICA

La historia natural de la Sociobiología ha empezado a rendir una serie de interesantes correlaciones ecológicas. Algunos factores ambientales tienden a favorecer la evolución social, mientras que otros no. Además, la forma de organización social y el grado de complejidad de la sociedad se ven fuertemente influenciados por sólo una o muy pocas de las adaptaciones principales de la especie: los alimentos en los que está especializada, el grado en que los cambios estacionales de su hábitat la obligan a emigrar, sus depredadores más peligrosos, etc. Para examinar con propiedad esta generalización, revisaremos los factores que han sido identificados como fuerzas selectivas principales en el campo de los estudios relativos a especies sociales en particular.

Defensa contra los depredadores

Hay un proverbio etíope que reza en los siguientes términos: «Cuando las telas de araña se unen, pueden detener a un león.» La superioridad defensiva es la ventaja adaptativa de los comportamientos cooperativos descrita más frecuentemente en los estudios de campo, siendo la que se encuentra en una mayor diversidad de organismos. Es fácil imaginar los pasos por los cuales una integración social de las poblaciones puede devenir crecientemente compleja gracias a la fuerza de una depredación constante. La mera concentración de miembros de una misma especie en un punto hace que para el depredador sea más difícil la aproximación a uno de ellos sin ser detectado. Los murciélagos *(Pteropus)* devoradores de frutos, forman densas agregaciones durmientes en los árboles. Cada macho presenta una posición propia de descanso determinada por interacciones dominantes con los otros machos. Las ramas más bajas y peligrosas de los árboles sirven de advertencia para toda la colonia. Cualquier depredador que intente subir al árbol hará que vuele toda la colonia, quedando fuera de su alcance (Neuweiler, 1969). En su estudio relativo a las ardillas del suelo ártico *(Spermophilus undulatus)*, Ernest Carl (1971) fue personalmente capaz de acercarse furtivamente a individuos aislados distanciados unos 3 m, o sea, lo bastante cerca como para que un depredador como el zorro pudiera acometer y matar. Pero en grupos, la cosa cambiaba. A distancias de 300 m *Spermophilus* establecía ya oleadas de señales de alarma, que aumentaban en intensidad y duración a medida que el intruso se aproximaba. Anotando la cualidad y la procedencia de las llamadas de alarma, Carl fue capaz incluso de discernir las posiciones variables de los depredadores a medida que atravesaban las colonias de *Spermophilus*. Las ardillas no arborícolas probablemente pueden hacer lo mismo. Observaciones similares fueron realizadas por King (1955) en perrillos de las praderas *(Cynomys ludovicianus)*. Estos roedores viven en comunidades particularmente densas y bien organizadas. Probablemente, a esta estructura de la población se deba un menor grado de depredación.

Los pájaros incrementan su resistencia a los depredadores bajo diversas circunstancias formando bandadas (Goss-Custard, 1970). Muchas aves zancudas responden a las llamadas de alarma de su propia especie agrupándose y levantando el vuelo. Una bala disparada sobre un grupo disperso de *Tringa totanus* les lleva a congregarse. La misma respuesta puede observarse en los eideres *(Somateria mollissima)* cuando son atacados por gaviotas depredadoras. Se han dado diversas explicaciones sobre la evolución de este comportamiento. En primer lugar, es tan obvio en aves como en roedores que la eficacia de un grupo para detectar a los depredadores es superior a la de un solo individuo. Aceptando que exista una adecuada comunicación de la alarma, los miembros del grupo aumentan la probabilidad de que un individuo determinado sobreviva al ataque del depredador. Los miembros de la bandada están más tranquilos y aumentan su eficacia en otras actividades. Murton (1968) demostró que las palomas torcaces *(Columba palumbus)* recogen alimento a ritmo más lento cuando están solas que en bandada, pues invierten más tiempo observando a su alrededor para guardarse de la aproximación de un posible depredador. En segundo lugar, los pájaros volando o nadando en bandada son más difíciles de atacar sin que el depredador resulte dañado. Grupos de estorninos en vuelo *(Sturnus vulgaris)* responden a la localización de un halcón peregrino o de un gavilán estrechando su formación (figura 3-3). Tinbergen (1951) hizo notar que una formación densa es peligrosa para el halcón, que normalmente coge su presa deteniéndose cuando vuela a gran velocidad; (se ha dicho que vuela a más de 240 km por hora) corre el riesgo fatal de colisionar con algún pájaro pues, a excepción de sus garras, su cuerpo es frágil. El halcón cumple sus propósitos desarrollando una serie de falsos ataques, hasta que alguno de los pájaros pierde contacto momentáneo con la bandada por algún defecto de maniobra. Es entonces cuando se produce el ataque real. La respuesta puede ser incluso más específica que la presenciada por Tinbergen. Cuando la bandada de estorninos vuela por encima de un gavilán y se halla por tanto fuera de peligro, permanece dispersa. Sólo cuando el gavilán se sitúa por encima de la bandada asumen los pájaros una formación densa (Mohr, 1960).

Todavía existe otra forma social de evitar depredadores y consiste en utilizar a los individuos marginales del grupo a modo de escudo. Ya que los depredadores tienden a coger al primer individuo que hallan, representa una gran ventaja para cada individuo el apretarse hacia el centro de su grupo. El resultado evolutivo sería el «instinto de manada» que colapsa centrípetamente a las poblaciones en agregaciones locales. Francis Galton fue el primero en comprender los efectos de semejante selección natural elemental para un modelo geométrico. En 1871 describió el comportamiento del ganado expuesto a los leones en Damara, en el sur de África:

> El buey tiene tal afecto o interés individual por sus compañeros que no puede estar demasiado tiempo apartado de la manada. Si se ve separado de ella por alguna fuerza o estratagema, exhibe todos los signos de una agonía mental; intenta con todas sus fuerzas el regreso y, cuando lo consigue, va directamente hacia el centro de la manada para bañar todo su cuerpo en el consuelo de la compañía.

El resultado del movimiento centrípeto es uno de los más impresionantes visualmente pero también la forma menos organizada de comportamiento social. Los movimientos centrípetos no sólo generan manadas de ganado, sino también cardúmenes, bandadas de pájaros, nubes de langosta y muchos otros tipos de grupos elementales y asociaciones nidificadoras (figura 3-4). En los últimos años se ha desarrollado persuasivamente el concepto de «manada egoísta», sobre todo mediante evidencias circunstanciales y argumentos plausibles, gracias a G. C. Williams (1964, 1966a) y W. D. Hamilton (1971a). Eibl-Eibesfeldt (1962), así como Kühlmann y Karst (1967),

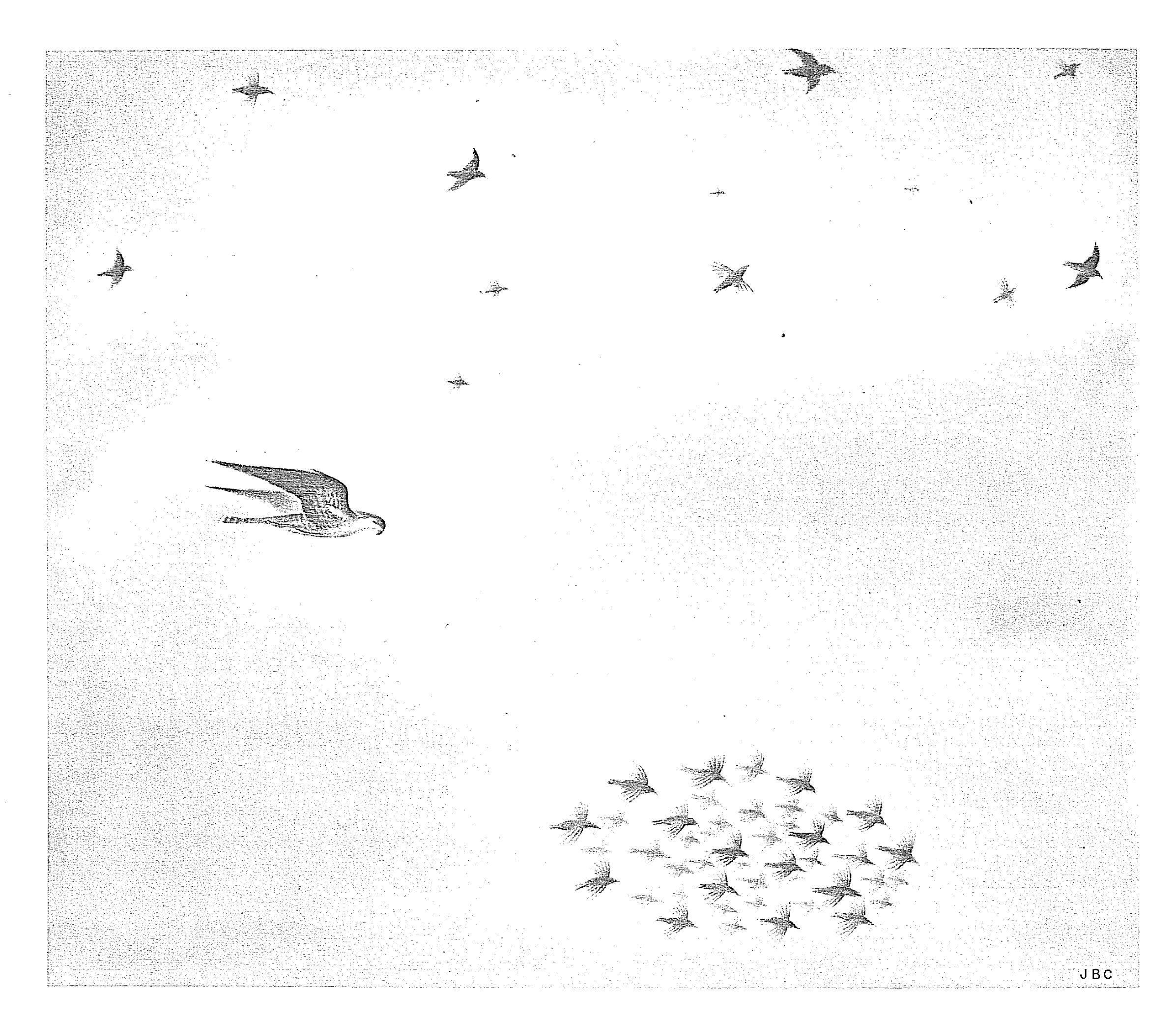


Figura 3-3

Estorninos volando en su formación dispersa usual cuando están por encima del halcón, pero adoptando una cerrada estructura de bandada cuando éste está por encima de ellos. Un halcón que desciende en picado puede golpear a su presa con sus garras en primer lugar; si pasa a través de una densa bandada se arriesga a golpear algún pájaro con alguna otra parte más vulnerable de su cuerpo. (Dibujo de J. B. Clark basado en Mohr, 1960.)

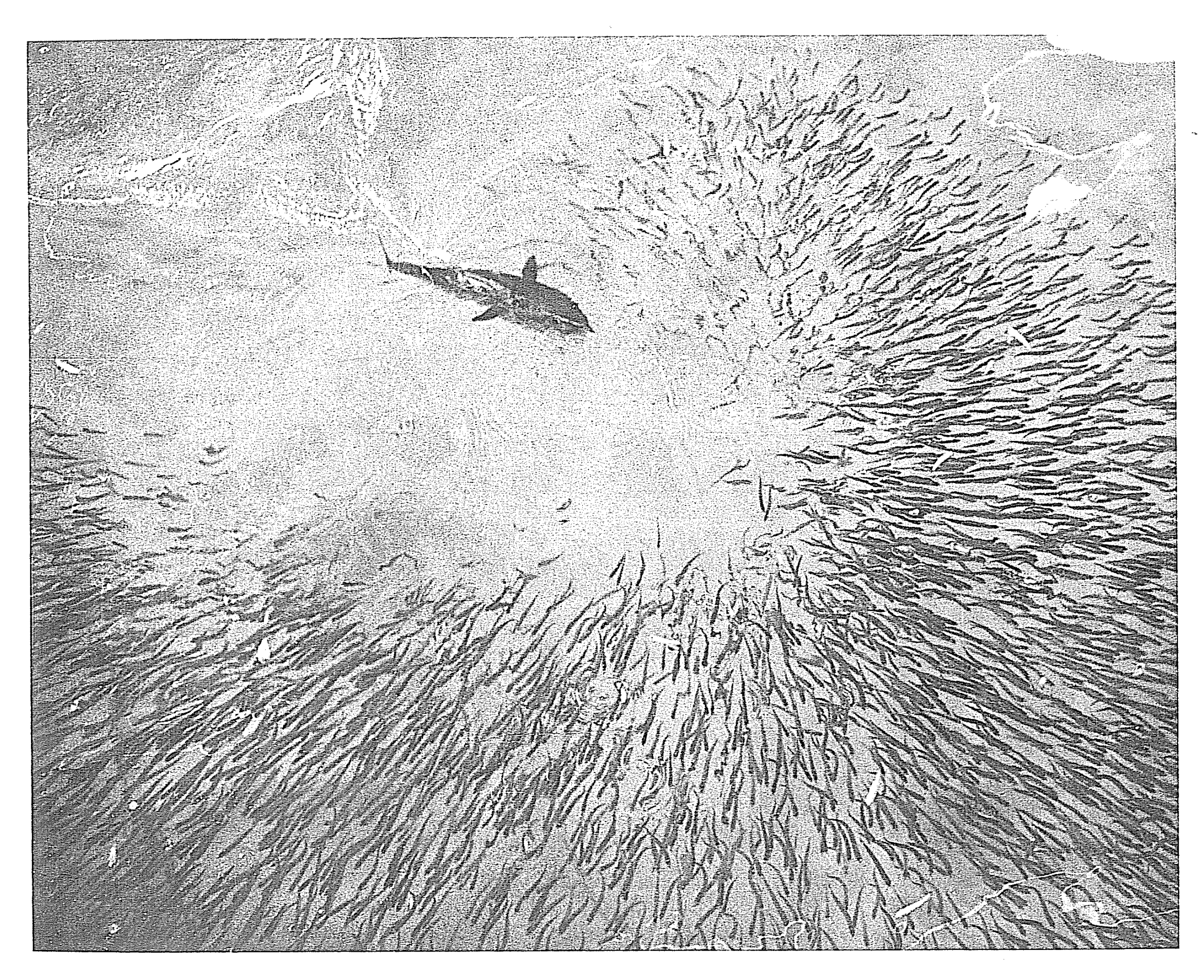


Figura 3-4

Cardumen de peces (Stolephorus purpureus) *que se separan y escapan al ser atacados por un gran kawakawa* (Euthynnus affinus), *un miembro de la familia de los túnidos. El valor adaptativo de moverse desde el margen del cardumen hacia el centro es obvio. (De E. L. Nakamura, 1972.)*

entre otros, han postulado que los movimientos especiales de grupos han evolucionado en un intento de escapar de los depredadores. Estas maniobras incluyen carreras rápidas arriba y abajo en formación paralela, dividiéndose en subgrupos que describen círculos hacia la retaguardia. Es difícil, sin embargo, juzgar hasta qué punto estos comportamientos de grupo nacen de la coordinación y son meros resultados de maniobras evasivas.

Una variación potencial de estrategia de la manada egoísta es la utilización de un «protector» que consuma parte de la población pero que la compense excluyendo a otros depredadores. El pez coralino *Pempheris oualensis* forma bancos de unos pocos cientos o miles de individuos que hallan refugio en las oquedades sombrías del coral dirigidas hacia mar abierto. Estas guaridas las comparten con una o más clases de depredadores, principalmente el serránido *Cephalopholis argus*, que se alimentan de ellos de forma moderada (Fishelson y col., 1971). Ya que los depredadores son territoriales, *Pempheris* se ve favorecido hasta cierto punto en la formación de cardúmenes restringiendo su exposición durante el día a sólo uno o pocos enemigos. Saturando a los depredadores con más de lo que son capaces de consumir, los miembros del cardumen se ven favorecidos con una mayor probabilidad de supervivencia. No se puede resistir la tentación de especular que una adaptación convergente hacia la de *Pempheris* puedan ser las agrupaciones durmientes de insectos. Ciertas especies de ammófilas, por ejemplo, se congregan en grandes cantidades cada atardecer en los extremos de las flores o de las ramas (Evans, 1966). Estos puntos son difíciles de alcanzar por los depredadores. El hecho de que existan muchos lugares aprovechables en la vecindad sugiere que este agrupamiento mejora la protección de los individuos, ya sea por la concentración de sustancias repelentes o por la restricción geográfica de los depredadores o por ambas cosas a la vez.

Un equivalente próximo a la formación de manadas y cardúmenes es el «efecto de Fraser Darling», definido como la estimulación de la actividad reproductora a un nivel social que va más allá del mero apareo sexual. En su estudio con aves marinas coloniales apartadas de la costa inglesa, Darling (1938) informó que «a pesar de que la inmediata unión con el sexo opuesto pueda ser un potente medio de excitación reproductivamente hablando, otras aves de la misma especie e incluso de especies similares pueden jugar un papel decisivo si son gregarias durante la época de apareamiento. Sin la presencia de otros, las parejas individuales puede que no completen el ciclo reproductor hasta el límite de llevar a los jóvenes a la etapa de aprender a volar». Así pues, el efecto esencial deducido por Darling es la mejora de la reproducción estimulada por animales diferentes y que no son la pareja. Darling presentó algunos datos sugerentes de que las pequeñas colonias de gaviotas argénteas *(Larus argentatus)* empezaban a poner huevos más tarde y presentaban una época de apareamiento más larga que las colonias grandes. En consecuencia, sus crías estarán expuestas a un mayor cúmulo de depredación por parte

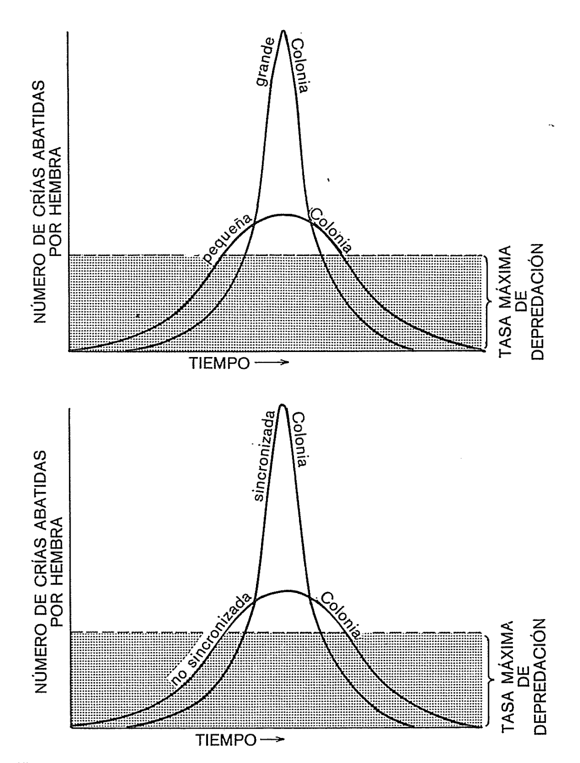


Figura 3-5
La relación entre duración de la época de apareamiento y la cantidad de mortalidad en crías a causa de la depredación en aves coloniales. La figura superior representa la hipótesis original de F. Fraser Darling. Las colonias mayores fueron consideradas como de menor época de apareamiento y de padecer una mortalidad acumulativa inferior. La figura inferior representa una modificación de la hipótesis para acomodarla a los resultados de más recientes estudios de campo.

de garzas reales y otras especies de gaviotas, cuyas densidades y niveles de actividad tienden a permanecer constantes (véase la parte superior de la figura 3-5). Esta distinción es válida excepto para colonias muy pequeñas, en donde la limitación del número de adultos provoca irregulares períodos de puesta de breve duración. El apresuramiento y el acortamiento de la actividad de apareamiento fueron atribuidos por Darling a la facilitación social. Por desgracia, la relación temporal ha demos-

trado que la cosa no es tan simple. Coulson y White (1956) hallaron que los datos referentes a colonias de gaviotas de diversos tamaños no eran estadísticamente significativos. En su propio y detallado estudio sobre gaviotas reidoras *Rissa tridactyla* (1960), establecieron que la facilitación social tipo Darling se produce a mayor densidad de concentración local, apareamiento más temprano. Con todo, el efecto se extiende a sólo por encima de los 2 m. En consecuencia, cuanto mayor sea una población mayor será la dispersión de las densidades locales y por tanto, será mayor el tiempo de apareamiento de la población en conjunto. Las gaviotas reidoras difícilmente anidan a lo largo de los acantilados, por lo que están menos sujetas a depredación y sus nidos tienden a situarse en hilera. Ambos factores contribuyen a las peculiaridades halladas por Coulson y White.

El efecto Darling también ha sido documentado en *Agelaius phoeniceus* (mirlo de alas rojas) por H. M. Smith (1943), en el mirlo de tres colores *(A. tricolor)* por Orians (1961a), en el pájaro tejedor de los poblados africanos *Ploceus cucullatus* por Collias y col. (1971) y Hall (1970) y el tejedor negro de Viellot *Melanopteryx nigerrimus* por Hall (1970). En cada caso, el resultado es la prolongación del período de apareamiento en grandes colonias, así como la sincronización y una creciente concentración en la reproducción. Por tanto y en todas estas aves, incluyendo las gaviotas reidoras, el resultado es la sincronización del apareamiento en vecindades *locales,* ligada a veces a estaciones reproductoras más largas y productivas (véase la parte inferior de la figura 3-5).

Supongamos que el papel adaptativo atribuido al efecto por Darling es correcto, o al menos es la hipótesis más plausible de entre todas las concebibles. ¿Cómo podría haber evolucionado el efecto? Tengamos en cuenta que concentrando su esfuerzo reproductivo en el tiempo cuando la mayoría de los otros pájaros están criando, la pareja afrenta a los depredadores esperables cuando éstos están más probablemente mejor alimentados y con toda probabilidad ignorarán cualquier polluelo en particular. Las parejas más insensibles al efecto Darling tenderán a empezar pronto o demasiado tarde; sus crías serán el equivalente al ganado que vive peligrosamente al margen de la manada. La ausencia de efecto, lo que significa la falta de sincronía entre las parejas, equivale a lo que sucede cuando los miembros de la manada se dispersan y se exponen a una depredación creciente. Esta inferencia está apoyada por los estudios independientes de Patterson (1965) con gaviotas reidoras *(Larus ridibundus)* en Ravenglass, Inglaterra. En 1962, la mayor parte de huevos se pusieron entre los seis y catorce días después de los primeros y de estos, un 11 % dieron lugar a jóvenes ya plumados. Pero del pequeño número de huevos puestos cinco días antes y después de este período, sólo el 3,5 % dieron lugar a polluelos plumados. Resultados comparables fueron obtenidos en 1963. Los principales depredadores de los jóvenes, cornejas y gaviotas, simplemente quedaron saturados por la breve superabundancia de sus pequeñas presas.

El apareamiento sincronizado, de origen fisiológico desconocido, también se da en ungulados sociales. El ciclo reproductivo de los gnús *(Connochaetes taurinus)* se caracteriza por picos agudos de apareamiento y partos. El primero se produce durante una breve pausa en la larga estación de lluvias. Los partos empiezan abruptamente hacia ocho meses después y prosiguen constantemente durante dos o tres semanas, en el transcurso de las cuales se producen el 80 % de los alumbramientos. El 20 % restante se da a una tasa suavemente decreciente alrededor de los cuatro o cinco meses siguientes. La sincronización de los nacimientos todavía es más precisa; en su mayor parte se dan por la mañana, en grandes agregaciones de parturientas, zonas de parideras usualmente localizadas en lugares de hierba corta (Estes, 1966). Cuando una hembra se desfasa ligeramente, es capaz de interrumpir el alumbramiento en cualquier instante, anterior a la salida de la cabeza del ternero, teniendo así una nueva oportunidad para seguir con la masa de parturientas. La sincronización, casi con toda seguridad, cuenta entre sus resultados la saturación de los depredadores locales, aumentando así las probabilidades de supervivencia de los recién nacidos. A este beneficio debe añadirse una gran precocidad por parte de los mismos, pues son capaces de ponerse en pie y correr en siete minutos, por término medio, después del parto. *Deben* ser capaces de hacerlo, ya que las hembras sólo pueden defenderlos si ambos se lanzan a la carrera. Los alumbramientos sincronizados se han observado también en el búfalo africano *Syncerus caffer,* mientras que en el caribú *Rangifer arcticus* la zona de paridera es el único punto fijo del circuito migratorio anual de la especie (Lent, 1966; Sinclair, 1970). La idea de que los alumbramientos sincronizados en estos y otros mamíferos representa una adaptación específicamente evolucionada para frustrar la depredación constituye una atractiva hipótesis, pero aún no se ha sometido a adecuadas experiencias.

El apiñamiento también se manifiesta en las salidas en masa de grillos y murciélagos cavernícolas, guácharos, vencejos y otros animales que se refugian comunalmente. Emergen bruscamente en ciertos momentos del día o la noche para buscar alimento. Los depredadores que aguardan cerca de la salida tienen dificultades para luchar con más de una pequeña fracción de las presas totales. En el caso extremo de poblaciones de este tipo, los murciélagos mexicanos cavernícolas salen del refugio en agrupaciones que a veces contienen millones de individuos. De lejos, estas acumulaciones parecen una línea espiral continua que arranca de la boca de la cueva. Hay cientos de individuos por metro cuadrado de sección y cada uno de ellos puede alcanzar velocidades del orden de 90 kilómetros por hora. Los depredadores se ven confundidos por el hecho de que estos murciélagos son migratorios, permaneciendo en las cuevas de crianza tan solo durante el final del otoño y el verano (Davis y col., 1962). No obstante, sólo puede especularse si estas aglomeraciones en la salida constituyen un rasgo primariamente evolucionado en respuesta a la presión de los depredadores, o es simplemente una de las consecuencias se-

cundarias de los hábitos cavernícolas de estos murciélagos, lo que constituye en sí mismo una adaptación primaria para evitar la depredación.

Moviéndose en grupo un individuo puede reducir el riesgo de hallar a un depredador famélico por el simple motivo de que la agregación le hace difícil a cualquiera de ellos encontrar una presa. Supongamos que un pez grande no tiene forma de perseguir a los peces más pequeños y sólo se alimenta cuando encuentra una presa en el transcurso de una búsqueda al azar. Brock y Riffenburgh (1960) han intentado hallar un modelo básico geométrico y aleatorio para demostrar formalmente lo que la intuición sugiere en el sentido de que, mientras una población de presas está formada por agrupaciones cada vez más grandes, la distancia entre estas agrupaciones crece, por lo que se origina una disminución en la frecuencia de detecciones efectuadas por un depredador que se mueve al azar. Desde el preciso momento en que un depredador no consume más que un número medio fijo de presas en cada encuentro, el tamaño de la agrupación sólo necesita pasar de este número para que algunos de sus miembros puedan escapar. Así pues, un cierto nivel de incremento en el tamaño de la agrupación confiere un grado creciente de protección a sus miembros. Puede aplicarse idéntica conclusión a las manadas, bandadas y a otros grupos constantemente en movimiento. Pierde fuerza hasta el punto de que el grupo sometido a caza se establece, sigue vías migratorias predecibles, puede ser perseguido de un lugar a otro por los depredadores o es más fácilmente detectado en primer lugar.

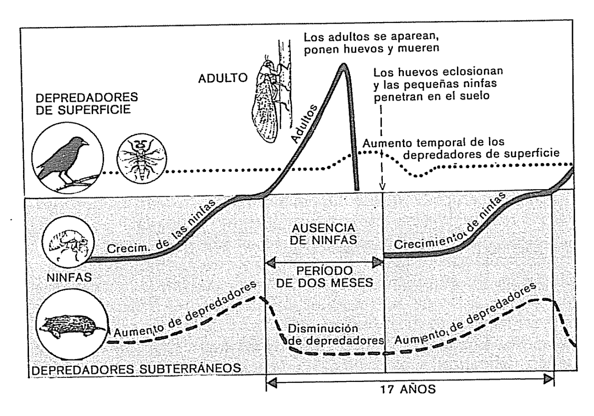


Figura 3-6

Evitación de depredadores por agregación en el tiempo y el espacio en las cigarras en un período de 17 años, según una hipótesis de Lloyd y Dybas (1966a). Grandes números de cigarras adultas aparecen en la superficie para depositar huevos sólo una vez cada 17 años. Aves y avispas parásitas, sus principales depredadores, aumentan su población en aquel año, pero los efectos se difuminan por la siguiente bonanza 17 años más tarde. Bajo tierra, los topos pueden aumentar sus poblaciones durante algunos años alimentándose con las ninfas de cigarra de larga vida, pero este beneficio desaparece bruscamente con la emergencia de adultos y quizás durante algunos años siguientes, cuando las jóvenes ninfas de la nueva generación son demasiado pequeñas como para ser usadas como alimento.

Quizás la última estrategia de la evasión de depredadores la ha conseguido la cigarra *(Magicicada)* del este de América del Norte. El comportamiento y las relaciones evolutivas de este insecto han sido recientemente analizadas de nuevo por Lloyd y Dybas (1966a, b). Seis especies de *Magicicada* son conocidas en la actualidad; tres llegan a adultas cada 13 años y otras tres, cada 17. Los insectos pasan los largos intervalos entre apariciones como ninfas vegetarianas que cavan en el subsuelo. Aunque las ninfas van a su aire a través de los años, su paso al estado adulto está ligeramente sincronizado:

> Hay años en que prácticamente toda la población de un bosque determinado surge durante la misma noche o en dos o tres noches distintas. Casi siempre se presenta una noche de máxima emergencia. En 1957, Alexander fue testigo de semejante fenómeno en Clinton County, Ohio. En un bosque que durante la tarde sólo había contenido pieles de ninfas muy esparcidas y sin rastro de individuos, y en donde no se había visto ningún ejemplar adulto durante una búsqueda de dos horas, las ninfas empezaron a emerger en números tan tremendos una vez pasado el ocaso, que el sonido que producían en tal ocasión constituía el rumor dominante a lo largo de todo el bosque. Miles de individuos ascendían simultáneamente por el tronco de todos los árboles grandes del área, mientras que al día siguiente todas las hojas estaban cubiertas de adultos mudados. El número de adultos emergentes más tarde fue casi despreciable. En este caso, resultó literalmente cierto que las cigarras periódicas habían llegado a la fase adulta en el transcurso de unas pocas horas, a partir de los huevos depositados durante varias semanas diecisiete años antes. (Alexander y Moore, 1962: 39).

La distribución geográfica de los enjambres es altamente irregular, con lo que será más difícil para diversos depredadores el encontrarlos. Los enjambres son inmensos, compuestos a menudo por millones de individuos. Ya que los insectos por separado son numerosos, un depredador satisfará su apetito con rapidez. También es posible, según sugiriera Simmons y col. (1971), que el intenso ruido producido por los enjambres repela a algunas aves o que al menos interfiera con su sistema de comunicaciones de forma que su efectividad como depredadores se vea atenuada. Pero mucho más impresionante que la fuga en el espacio es, por supuesto, la fuga en el tiempo (figura 3-6). Ninguna especie ordinaria de depredadores puede esperar una adaptación concreta a una presa que la nutre durante algunos días y luego desaparece durante años. Las únicas formas de resolver el problema serían la persecución de las cigarras a través del tiempo, entrar en letargo durante 13 ó 17 años o adaptar el ciclo vital a la persecución de las ninfas en el subsuelo. No se tienen noticias de ninguna especie

que haya desarrollado alguno de estos trucos, aún cuando no se haya excluido la posibilidad de que exista una o más.

Para ciertas clases de animales, una bonificación potencial de la vida en grupos es la mejora de poderes repelentes. Si es un depredador es más probable que sea derrotado por el sistema defensivo presentado por dos individuos que por el de uno solo, la agregación se verá favorecida por la evolución. Muchos insectos con formidables defensas químicas se congregan en agregaciones conspicuas. Pueden incluirse aquí diversas especies de mariquitas y escarabajos escopeteros, así como chinches de jardín (diversos hemípteros), acraeínos, danaínos, heliconinos y mariposas ninfálidas (Cott, 1957; Eisner, 1970; Wautier, 1971; Benson y Emmel, 1973). Tales organismos se distinguen a menudo por extrañas proyecciones anatómicas como antenas extensibles, así como por dibujos coloreados estridentes que los hacen conspicuos. También pueden ondular sus apéndices, balancear su cuerpo arriba y abajo o presentar otras formas distintivas de comportamiento. Todos estos rasgos que sirven de advertencia y que son utilizados por los animales peligrosos son considerados por los zoólogos como *aposemáticos* (de aposematismo). Experimentos con insectos y otros artrópodos han demostrado que los depredadores vertebrados recuerdan las características aposemáticas después de algunas experiencias desagradables y de allí en adelante evitan a los animales (Eisner, 1970; Eisner y Meinwald, 1966; Brower, 1969). Es tentador especular que los grupos puedan ser capaces de «enseñar» y «recordar» a los depredadores locales con mayor efectividad que el mismo número de individuos diseminado.

Existen sustanciales evidencias de la superior efectividad de la defensa de grupo. A partir de experimentos con mariposas europeas, la pequeña *Aglais urticae* e *Inachis io*, Erna Mosebach-Pukowski (1937) halló que las orugas en grupo eran devoradas con menor frecuencia que las aisladas. Un estudio realizado con neurópteros ascaláfidos por Charles Henry (1972) ha puesto de manifiesto lo que constituye virtualmente un experimento evolutivo controlado sobre la eficacia de la defensa de grupo. Los adultos de estos insectos tienen la apariencia de libélulas. La hembra de *Ululodes mexicana* pone sus huevos en paquetes sobre las ramas pequeñas, depositando entonces una serie de huevos altamente modificados que actúan a modo de barreras y forman una cobertura pegajosa que impide a las hormigas y a otros insectos depredadores llegar a las larvas. Protegidas de este modo, las larvas pueden desparramarse rápidamente a partir del lugar de la puesta. Una segunda especie de ascaláfidos, *Ascaloptynx furciger*, utiliza una estrategia muy distinta. Los huevos modificados se usan como alimento por parte de las larvas. No son pegajosos y no protegen a las larvas de los depredadores. A diferencia de *Ululodes*, sin embargo, las larvas de *Ascaloptynx* forman agregados y se aparecen a los ojos de potenciales enemigos como una erizada masa de mandíbulas serpentiformes (figura 3-7). La respuesta sólo se observa cuando *Ascaloptynx* es atacado por insectos mayores. Los menores son considerados como presas y capturados por las larvas, que se acercan a ellos por separado. El experimento de Henry demostró que las larvas pueden ser dominadas por depredadores tales como hormigas si son atrapadas en solitario, pero cuando se defienden en masa se hallan relativamente a salvo. Cuando sean buscados adecuadamente, con toda probabilidad se hallarán fenómenos similares entre los artrópodos. Entre las posibilidades más probables están las agregaciones densas formadas por las crías de langosta, centollo y cacerola de las Molucas (Powell y Nickerson, 1965; Števčić, 1971).

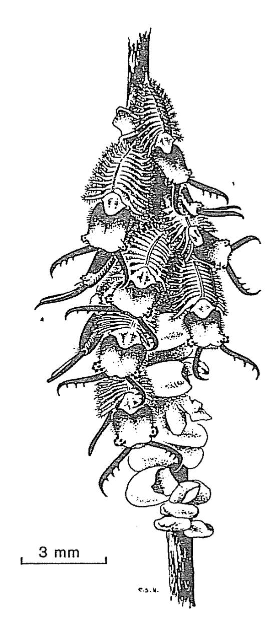


Figura 3-7
Respuesta defensiva en masa de las larvas recién eclosionadas de Ascaloptynx furciger. *Cuando se enfrentan con insectos depredadores, las larvas se apretujan, levantan la cabeza hacia el enemigo y hacen entrechocar rápida y repetidamente sus mandíbulas. (De Henry, 1972.)*

El comportamiento cooperativo dentro de un grupo, ingrediente esencial que convierte una agregación en sociedad, puede mejorar la capacidad defensiva. En las abejas, la defensa cooperativa también parece haber sido un elemento principal en la evolución de un complejo socialismo. Las abejas están influenciadas por el efecto de la reproductividad, que como ya hemos visto forma parte de la inercia filogenética y retarda

o invierte la evolución social en insectos primitivamente sociales. El efecto ha sido conquistado en abejas halictídeas, de acuerdo con Michener (1958), gracias a la mejora de la defensa contra artrópodos parásitos y depredadores que proporcionan las asociaciones de pequeños grupos de nidos emparejados. Varios observadores además de Michener dan testimonio de abejas celadoras que protegen las entradas del nido contra hormigas y avispas. Lin (1964) vio que grupos de *Dialictus zephyrus* hembras son más efectivos que los individuos solitarios en la repulsión de avispas. Michener y Kerfoot (1967) obtuvieron evidencias indirectas de que grupos de *Pseudaugochloropsis* hembras sobreviven durante un tiempo superior al de los individuos solitarios, pero si se trata de una mejora de la defensa del nido, sigue sujeto a discusión. La estructura de los nidos de abejas halictídeas los hace particularmente conveniente para la defensa comunal. Incluso cuando existen múltiples acumulaciones de células embrionarias, estando cada una bajo el control de una hembra reproductora, la totalidad del complejo subterráneo sólo es accesible a través de una sola galería de entrada no más ancha que el cuerpo de una abeja. Turnándose en la guardia, las abejas pueden dedicarse a exploraciones para hallar alimento, pero sin dejar nunca desatendida la entrada.

Los ungulados sociales que se trasladan en grandes manadas amorfas, tales como el gnú y la gacela de Thomson, no cooperan en la defensa activa contra leones y otros depredadores (Kruuk, 1972; Schaller, 1972). Dependen por completo de la fuga. Pero los ungulados que forman unidades pequeñas y discretas compuestas por uno o más harenes, así como otros grupos, son más agresivos hacia los depredadores y se ayudan mutuamente. En ocasiones se mueven según complejas formas que recuerdan maniobras militares. Uno de los más espectaculares es el celebrado perímetro defensivo de los bueyes almizcleros *(Ovibos moschatus)* adoptado contra los lobos. La siguiente narración de Tener (1954) se basa en sus propias observaciones de la isla Ellesmere:

> Una manada de 14 bueyes almizcleros que había estado comiendo sin ser molestada durante varias horas, se observó que formaba un grupo defensivo. Dos lobos, uno blanco y otro gris fueron atisbados yaciendo juntos unos metros más allá de la manada. Ocasionalmente, uno de los lobos daba la vuelta a la manada y regresaba a su sitio. A veces, diez bueyes yacían mientras que otros cuatro permanecían de pie y de cara a los lobos. Los terneros de la manada permanecían junto a las hembras, pastando cerca de los adultos en reposo hasta que el lobo blanco súbitamente se arrojó sobre los cuatro adultos que permanecían de pie y hacia el ternero que ahora se hallaba fuera del grupo de los animales yacentes. Inmediatamente, el ternero corrió hacia el centro de la manada al tiempo que todos los bueyes almizcleros se alzaban. Un macho adulto cargó hacia el lobo intentando herirlo, pero éste volvió sobre sus pasos. Ambos lobos abandonaron la vecindad alrededor de media hora después dirigiéndose hacia el extremo este del fiordo.

Este singular comportamiento parece ser una adaptación específicamente dirigida a neutralizar a los lobos, los cuales son los principales depredadores del buey almizclero. Cuando un hombre se aproxima a menos de 100 m del grupo, estos animales rompen su formación y corren. Una formación esencialmente idéntica es la asumida por el alce africano *(Taurotragus oryx)*, antílope gigante de aquel continente (figura 3-8), así como por el búfalo doméstico de la India *(Bubalus bubalis)* (Eisenberg y Lockhart, 1972).

El alce *(Cervus canadensis)* frecuentemente pasta en formación dictada por el viento, distribuyéndose en hileras que presentan un amplio frente según la dirección del mismo. Esta formación permite al animal captar el olor de los depredadores en una dirección manteniendo continua la vigilancia visual en casi todas direcciones (figura 3-9). En ocasiones se forman acumulaciones de terneros en las praderas, con una o dos hembras que permanecen con ellos al tiempo que las restantes se alejan para pastar. Cuando un observador humano se aproxima, se produce una nueva respuesta antidepredadores: la hembra que ostenta el mando se aproxima hacia él corriendo, mientras que el resto se mueve en dirección opuesta en una rápida fila india (Margaret Altmann, 1956). Cuando un solo ciervo común *(C. elaphus)* descansa, lo hace situándose de cara al viento. Cuando un grupo lo hace, forma un amplio círculo con las cabezas hacia fuera, con lo que se observa simultáneamente en todas direcciones (Darling, 1937).

Notables estudios paralelos han sido publicados en cuanto

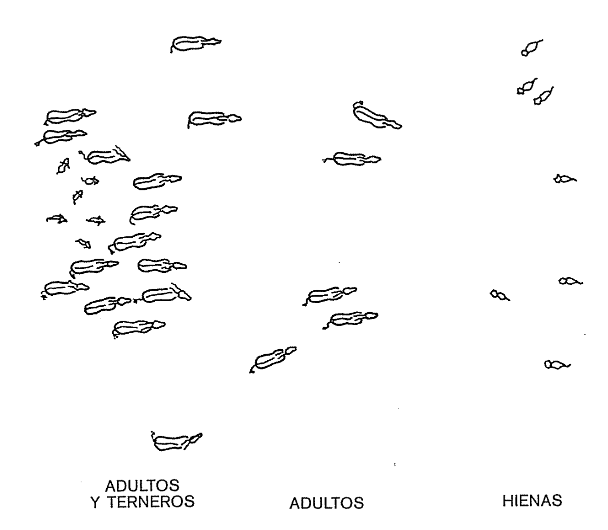


Figura 3-8
Una manada de alces africanos acosada por hienas se dispone en una formación protectora alrededor de los terneros. (De Kruuk, 1972.)



Figura 3-9
Formación a favor del viento de alces. (Basado en Margaret Altmann, 1956.)

a la defensa social de las ballenas asesinas (orcas) *(Orcinus orca)*. Por ejemplo, cuando varias de ellas fueron rodeadas por una red, cerca de Garden Bay, Columbia Británica, un gran macho reunió a las hembras en cuanto éstas comenzaron a dar muestras de excitación (Martínez y Klinghammer, 1970). Jacques-Yves Cousteau y Phillipe Diolé (1972), a bordo del barco de investigaciones *Calypso*, describieron el papel de otro macho en los siguientes términos:

> El grupo está compuesto por un enorme macho (al menos tres toneladas, 7,5 ó 9 m de largo y una aleta dorsal de 1,40 m), una hembra casi tan grande como el anterior pero con una aleta dorsal menor, siete u ocho hembras de tamaño medio y seis u ocho pequeños. Este es un grupo nómada, compuesto por hembras y crías, y con un solo macho asumiendo el papel de dueño y señor.
>
> Al inicio de la caza, las orcas están muy seguras de sí mismas, sumergiéndose cada tres o cuatro minutos y reapareciendo un kilómetro más allá. De ordinario, esto bastaría para eludir cualquier atacante, incluso a un ballenero. Pero el Zodiac proporciona 20 nudos en un mar de hielo y es capaz de girar sobre una moneda de diez céntimos. Unos segundos después de que los animales subieran a respirar a la superficie, ya oyen de nuevo el motor del barco aproximándose.
>
> Al cabo de un rato, los mamíferos ensayan una nueva táctica. Suben a la superficie cada dos o tres minutos y aumentan su velocidad. Pero el motor también les puede.
>
> Ha llegado el momento de las tácticas evasivas; los animales giran 90° a la derecha, luego a la izquierda y así sucesivamente; luego realizan giros simulados de 180°. Finalmente juegan una última carta; el macho permanece visible, nadando a 15 ó 20 nudos y saltando ocasionalmente fuera del agua. Sólo lo acompaña la hembra mayor. Su propósito, obviamente, es atraer al Zodiac siguiéndolo, mientras que el resto del grupo escapa en dirección opuesta.

Una anécdota no prueba la existencia de un comportamiento adaptativo. Sin embargo, el grado de sofisticación implicado en este relato está de acuerdo con otras observaciones de caza coordinada en las orcas que serán revisadas más tarde.

Los primates también desarrollan comportamientos defensivos paralelos a los de los ungulados sociales. El gelada *(Theropithecus gelada)*, que actualmente es un mono cercopitécido habitante del suelo, exhibe un comportamiento notablemente similar al de los gnús y gacelas de Thomson. En las desapacibles tierras altas de Etiopía, forma manadas amorfas que recorren hasta 8 km diarios a la búsqueda de alimento. Los machos defienden sus harenes de los otros machos, pero no existe una organización cooperativa dentro de la manada contra peligros externos (Crook, 1966). Los monos patas *(Erythrocebus patas)* constituyen un ejemplo de especie con pequeñas tropas dominadas por machos. El papel defensivo en la tropa de patas es asumido casi exclusivamente por el macho. Actúa constantemente como un vigilante, alejándose del grupo para hallar una nueva zona donde nutrirse o cuando un observador humano se aproxima demasiado. Las tácticas desviacionistas son ocasionalmente utilizadas: el macho choca ruidosamente contra los arbustos próximos al observador y por tanto, lejos de los otros miembros del grupo, que permanecen silenciosamente ocultos en la maleza (Hall, 1967). En las especies de primates superiores con grupos de varios machos hay una defensa organizada. De hecho, podemos poner esta generalización en línea con la teoría primatológica corriente efectuando la proposición de otra forma: la unidad de varios machos puede haber evolucionado en orden a proporcionar una mejor y por lo tanto más coordinada defensa. La generalización fue primeramente ilustrada por observaciones de C. R. Carpenter en una cría de mono aullador *(Alouatta villosa)* dañada por un ocelote. El pequeño empezó a chillar y tres machos adultos se separaron de la tropa para ir en su auxilio (Carpenter, 1934). Más tarde, Chance (1955, 1961) sugirió explícitamente que los grupos de monos mayores de un núcleo familiar han evolucionado como mecanismo antidepredador. DeVore (1963b) notó que el proceso ha progresado más en especies de hábitat abierto, especialmente en las praderas y sabanas africanas, sugiriendo la siguiente cadena de causación: cuanto más territorial es la especie, mayor es su distribución, así como su exposición a los depredadores, por lo que cuanto mayor sea un grupo más especializados estarán los machos en las luchas defensivas. DeVore observó además esta adaptación primaria como una estimulación del dimorfismo sexual de la especie, así como del comportamiento agresivo y de las jerarquías de dominación de los machos. Este concepto ecológico,

que ha sido modificado y refinado por Chance, Hall, Crook, Denham y otros, será tratado con más detalle en el capítulo 26.

Las maniobras defensivas de una tropa de grandes primates terrícolas es una de las visiones más impresionantes del mundo. Esto se hace particularmente cierto cuando la respuesta es lo que llaman los ornitólogos acosamiento: el asalto conjunto a un depredador demasiado grande como para ser dominado por un solo individuo, en un intento de incapacitarlo o al menos, desalojarlo de la vecindad, aún cuando el depredador no haya atacado al grupo (Hartley, 1950). Cuando se presenta un leopardo hambriento, por ejemplo, la tropa de babuinos entra en un frenesí agresivo. Los machos dominantes arremeten, gritando, cargando y retrayéndose repetidas veces en cortos ataques. Cuando el «depredador» no reacciona, los machos adquieren más confianza, mordiendo las partes traseras del intruso con sus largos caninos y arrastrándolo a través de cortas distancias. Al cabo de un rato se unen al ataque otros miembros de la tropa. Finalmente, la tropa se calma y sigue su camino (DeVore, 1972). Los chimpancés exhiben una respuesta similar hacia los leopardos. Cuando un leopardo sale de su escondrijo mostrándose a los ojos de la tropa, los chimpancés lo miran primero en silencio, empezando luego a chillar y a trepar en todas direcciones. Una mayoría empiezan a cargar contra el leopardo blandiendo ramas de árboles jóvenes y lanzándolas hacia el animal, al tiempo que golpean el suelo con sus extremidades. Algunos de los chimpancés cargan irguiéndose sobre sus patas traseras. Una vez cerca del leopardo, cogen árboles jóvenes todavía fijados en el suelo y los balancean adelante y atrás alcanzando al leopardo en el proceso. Estos ruidosos ataques se alternan con períodos de calma en el transcurso de los cuales los chimpancés se besan y se tocan, realizando cópulas homo y heterosexuales. También se producen diarreas e intensos rascados corporales. La agresión deja paso gradualmente a la inquisición y los chimpancés se aproximan para investigar y empujar al intruso (Kortlandt y Kooij, 1963).

La conducta de acosamiento se produce en algunos otros mamíferos sociales. Las manadas de venados *(Axis axis)* siguen ocasionalmente a los tigres y leopardos durante cortas distancias mientras que les gritan, aún cuando la fuga sea la respuesta usual (Schaller, 1967). Los aguties *(Dasyprocta punctata)* acosan a las serpientes y otros depredadores potenciales que permanecen inmóviles (Smythe, 1970a). Janzen (1970) observó a un grupo de coatíes atacando a una gran boa que había apresado a uno de sus compañeros. El asalto estaba acompañado de un gran griterío. Sin embargo, el altruista esfuerzo no dio resultado; la víctima falleció al cabo de seis minutos. Semejantes interacciones de los coatíes con los depredadores han sido raramente observadas y no se sabe si estos animales realmente atacan a las boas y a otros depredadores mientras estos están descansando.

El acosamiento en pájaros es una forma de conducta bien definida que se produce irregularmente en diversos grupos taxonómicos, desde ciertos colibríes, vireos y gorriones, hasta arrendajos, chirlomirlos, currucas, pinzones, tarengas y aún otras especies (S. A. Altmann, 1956). Aparentemente no se presenta en otras especies de colibríes, vireos y gorriones, así como en al menos algunas palomas. Los ataques están normalmente dirigidos hacia aves depredadoras, sobre todo halcones y búhos, que se introducen pasivamente en las áreas territoriales de los pájaros más pequeños. Las llamadas de acosamiento son fuertes, agudas y fáciles de localizar por parte de observadores humanos. Como apuntó Marler (1959), las llamadas de acosamiento de distintas especies de pájaros son fuertemente convergentes. La mayoría de las veces son chasquidos agudos que duran 0,1 segundos o menos y de una frecuencia de 2 ó 3 kiloherzios según una escala de 0 a 8. Ambas propiedades combinadas proporcionan un sistema receptor biaural, que poseen las aves así como los seres humanos, con una fijación instantánea de la fuente de sonido. Una vez alertados, los pájaros son capaces de volar hacia el depredador acosado, mientras que el acosamiento se hace en común. Además, distintas especies responden a diversas llamadas pues todas producen sonidos casi idénticos, por lo que el acosamiento se convierte en una aventura cooperativa. El relato de Altmann sobre las aves que constituyen una atracción por parte de los búhos en California y Nevada puede tomarse como un comportamiento de ataque típico:

> Las aves de la especie *Chamaea fasciata* permanecían en densos matorrales mientras acosaban. Erizaron su plumaje y produjeron un sonido parecido al de una rueda dentada de madera con trinquete en movimiento. Cuando los densos matorrales fueron continuos alrededor del búho, se aproximaron a unos pocos centímetros de él. Pero cuando el buho se posó sobre una rama rodeada de un claro, las aves se aproximaron al máximo pero sin entrar en el claro; entonces empezaron a emitir sonidos hacia el búho desde esta posición. Las aves, a veces prolongaban su agitación durante dos o tres horas.
>
> Bandadas de mirlos de la especie *Euphagus cyanocephalus* circulaban alrededor del árbol que albergaba al búho o se posaban en el suelo y delante del mismo, repitiendo una nota severa y nasal. Los mirlos de alas rojas *(Agelaius phoeniceus)* se comportaban de forma muy distinta. En una ocasión observé sus reacciones frente a las lechuzas; se posaron en su mismo árbol emitiendo los machos un sonido distinto al de las hembras. Algunas de las hembras y machos con hombreras de color amarillo anaranjado (¿añales?) permanecían en el aire por delante del búho, mientras que uno de los machos adultos volaba recto hacia él desde una distancia de 10 m, desviándose bruscamente a unos 30 cm del búho y volviendo luego al árbol de donde había partido. Otro de los machos adultos se reperchaba detrás de él, agarrándose después sobre la cabeza del búho.
>
> Uno de los métodos más espectaculares de ataque fue el utilizado por el colibrí *Calypte anna*. Volaban alrededor del búho y a una distancia de cinco o siete centímetros y medio de su cabeza, enfrentándose con él y efectuando pequeños movimientos agresivos durante su vuelo... Las acciones de los colibríes parecían estar dirigidas en todo momento hacia los ojos del búho. Al tiempo que circundaban al animal, proferían una nota corta, reiterativa y alta (Altmann, 1956).

Según implica la descripción de Altmann, el acosamiento de algunas especies presenta un propósito vicioso, pudiendo dar como resultado lesiones e incluso la muerte del depredador.

Gersdorf (1966) ha descrito cómo los estorninos desarrollan ataques masivos contra gavilanes en Alemania. En ocasiones, el depredador es perseguido por el agua o en los cañizales de la orilla. En raras ocasiones, incluso se les da muerte. Muchos otros aspectos de la conducta de acosamiento, especialmente las señales visuales utilizadas en el reconocimiento del depredador y el desarrollo y propiedades de la llamada de acosamiento, han sido sometidos a cuidadosos estudios experimentales por Rand (1941), Hartley (1950), Hinde (1954), Andrew (1961a-d), Curio (1963), y otros.

La defensa organizada por la conducta instintiva halla su máxima expresión en los insectos sociales. La razón es el altruismo: ya que las obreras son reproductivamente neutras y están sometidas al sostenimiento de la reina y a la máxima producción de su descendencia, sus propias hermanas y hermanos, pueden permitirse el lujo de disponer de sus vidas. Si se produce una agresión a la colonia, esto es justamente lo que hacen con una eficacia impresionante. El resultado ha sido la evolución de elaborados sistemas de comunicación dedicados exclusiva o primariamente a la defensa del grupo, así como de castas de soldados programadas únicamente para el combate.

Los sistemas de alarma de las colonias de insectos son de naturaleza química en su mayor parte y en condiciones naturales. Los apicultores saben, por ejemplo, que cuando una obrera halla a un intruso, sus hermanas de nido frecuentemente se dirigen hacia ella uniéndose al ataque. La señal que provoca este asalto en masa es una secreción química olorosa liberada en las proximidades del intruso. Uno de los componentes activos ha sido identificado como acetato de isoamilo, la misma sustancia que causa el típico olor de los plátanos y que la abeja segrega por células glandulares situadas en la bolsa del aguijón. El aguijón barbado de la obrera se clava en la piel de la víctima y cuando intenta alzar el vuelo de nuevo, lo deja frecuentemente clavado junto a la glándula venenosa y parte de sus vísceras. El acetato de isoamilo se libera probablemente junto con otras feromonas de alarma no identificadas. Se evapora con rapidez y atrae a las otras obreras (Ghent y Gary, 1962; Shearer y Boch, 1965). Cuando una obrera de la hormiga subterránea *Acanthomyops claviger* se ve intensamente distorsionada, por ejemplo, por el ataque de un miembro de una colonia rival o de un insecto depredador, reacciona descargando simultáneamente los reservorios de sus glándulas mandibulares y de Dufour. Al cabo de un breve período, otras obreras que descansan en las cercanías desencadenan la siguiente respuesta: se alzan y extienden sus antenas usándolas de forma exploratoria por el aire; abren sus mandíbulas y empiezan a dirigirse hacia la dirección general del disturbio. Las obreras que se hallan a unos pocos milímetros empiezan a reaccionar en cuestión de segundos, mientras que las que están a unos centímetros o más pueden invertir al menos un minuto. En otras palabras, la señal obedece a las leyes de difusión de los gases. Hay experimentos que han implicado una serie de hidrocarburos, cetonas y terpenos como feromonas de alarma. El undecano y sustancias glandulares de las mandíbulas causan respuesta a concentraciones de 10^9-10^{12} moléculas por centímetro cúbico. Estas mismas sustancias se encuentran igualmente presentes en cantidades que van desde los 44 nanogramos hasta los 4,3 microgramos por hormiga; en conjunto llegan hasta los 8 microgramos. Liberadas en forma gaseosa durante los experimentos, cantidades similares de feromonas sintéticas provocan idénticas respuestas. En apariencia, las obreras de *A. claviger* dependen por completo de estas feromonas en las comunicaciones de alarma. Su sistema parece estar diseñado para que acudan obreras en ayuda de una compañera de nido en aprietos a distancias superiores de 10 cm. A no ser que la señal se vea reforzada con emisiones adicionales, se extingue al cabo de pocos minutos. Las obreras alertadas se aproximan a sus centros de señales de forma truculenta. Esta estrategia eminentemente defensiva está de acuerdo con la estructura de las colonias de *Acanthomyops*, compuestas por gran cantidad de individuos y con frecuencia muy concentrados en las estrechas galerías subterráneas. Parece como si esto no fuera importante para las colonias, dispersarse durante las invasiones del nido y, consecuentemente, las obreras se ven obligadas al enfrentamiento (Regnier y Wilson, 1968).

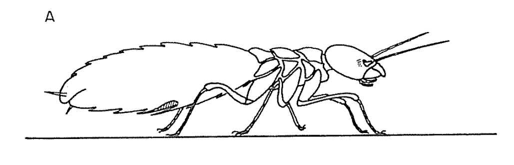
Distinta estrategia es la empleada en los sistemas de alarma defensiva por parte de la especie próxima *Lasius alienus*. Las colonias de dicha especie son más pequeñas y normalmente anidan bajo las rocas o en troncos derribados; semejantes nidos proporcionan una salida rápida en caso de que las colonias se vean seriamente perturbadas. *L. alienus* produce, en su mayor parte, la misma sustancia volátil que *Acanthomyops claviger* y procedente de la misma glándula. Al oler las feromonas, las obreras de *Lasius* se dispersan y corren de forma frenética y comparativamente desorientadas. Son más sensibles al undecano, el componente principal, de lo que lo son las obreras de *Acanthomyops*, siendo activadas por sólo 10^7-10^{10} moléculas por centímetro cúbico. Puede concluirse que, en contraste con *A. claviger*, *L. alienus* utiliza un sistema de «pronta advertencia» y de la subsecuente evacuación como respuesta a una seria intrusión (Regnier y Wilson, 1969).

Los sistemas de alarma química de uno u otro signo se hallan ampliamente distribuidos en los Hymenoptera sociales superiores. Maschwitz (1964, 1966a) encontró evidencias de feromonas de alarma en la totalidad de las 23 especies altamente sociales que estudió en Europa. Estaban implicadas diversas glándulas exocrinas bien conformadas: la glándula mandibular de la abeja y de muchas especies de hormigas, la glándula venenosa de *Vespa* y otras pocas especies de hormigas, así como las glándulas de Dufour y anales en otras especies de hormigas. En estas especies ha evolucionado un sistema defensivo de alarma social que utiliza diversas combinaciones de fuentes glandulares y sustancias volátiles en distintas líneas filéticas. En contraste, los Hymenoptera más primitivamente sociales, sobre todo los abejorros y avispas del género *Polistes*, no presentan evidencias de usar tales feromonas.

Los termes organizan la defensa de sus colonias mediante comunicaciones tanto químicas como sonoras. Algunos de los

grupos de termes más avanzados filogenéticamente producen sustancias volátiles que actúan como señales de alarma recordatorias de las feromonas de las hormigas: por ejemplo, los pinenos de las glándulas cefálicas de los soldados de *Nasutitermes* y el limoneno procedente de las mismas glándulas en los soldados de *Drepanotermes* (Moore, 1968). Algunos termes utilizan pistas olorosas para congregar obreras en los puntos de tensión y peligro del interior del nido. Según descubrieron por separado Lüscher y Müller (1960) y Stuart (1960), las ninfas de la especie primitiva *Zootermopsis nevadensis* guían a las otras ninfas por las galerías excavadas en la madera mediante sustancias liberadas por la glándula esternal. Subsecuentemente, Stuart (1963, 1969) vio que las pistas eran dejadas primaria o exclusivamente en huecos de las paredes del nido. Virtualmente, todas las situaciones peligrosas en la vida de la colonia, incluidos los ataques de hormigas u otros depredadores, pueden traducirse a este único estímulo, o sea, un hueco en la pared. Las ninfas de termes son extremadamente sensibles a intensidades crecientes de luz y a las microcorrientes de aire asociadas a este hecho, por lo que cuando son molestadas vuelven al interior del nido dejando una pista olorosa a su paso (figura 3-10). La feromona es un atrayente que «impele» la marcha de las ninfas que lo hallan, siendo adecuado por sí mismo para guiarlas a su destino. Cuando las ninfas reclutadas llegan a la parte dañada del nido, empiezan a repararlo. Si la brecha es excesivamente grande para ser arreglada de inmediato, las recién llegadas insisten en su estado de alarma y dejan pistas olorosas en el interior del nido. Así se forma una multitud en número suficiente como para realizar

A



B

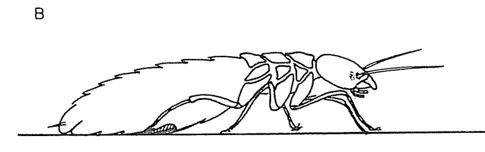


Figura 3-10
La ninfa del termes Zootermopsis nevadensis, *al ser alarmada, deposita rastros olorosos en el interior del nido. La localización de la glándula que segrega la feromona puede verse en la superficie inferior del abdomen, tanto en un individuo en reposo;* (A) *como en uno que deja el rastro* (B). *(De Stuart, 1969.)*

el trabajo. Una vez concluido, cesa la alarma, ya no se dejan más pistas y la actividad se extingue.

La comunicación sonora en termes ha sido documentada con menos seguridad. Según Howse (1964), un soldado agitado de *Zootermopsis angusticollis* alerta a todos los demás miembros de la colonia por transmisión de sonido a través de las paredes del nido. El sonido es generado mediante la vibración de la parte delantera del cuerpo del soldado, moviendo la cabeza arriba y abajo con una frecuencia de unas 24 veces por segundo. En cada elevación de la cabeza, las patas delanteras dejan el suelo y ésta golpea el techo del nido; el efecto general al oído humano es un murmullo apagado. Las señales se transmiten por el sustrato del nido y no por el aire, siendo recogidas por los órganos subgenuales, receptores especializados que se hallan en las patas. Wilson (1971a) proporcionó una revisión sistemática de ésta y otras formas de sistemas de comunicación de alarma defensiva en insectos sociales.

La defensa del grupo aumenta su eficacia reduciendo la conformidad individual. Los depredadores responden a los mecanismos defensivos buscando individuos que, por motivos de salud, inexperiencia u otros, se equivocan y se desvían del grupo, lo que incrementa su vulnerabilidad. En estudios de campo con ratas almizcleras *(Ondatra zibethica)*, Paul Errington (1963) vio que los visones se concentraban sobre las ratas excluidas de las agregaciones territoriales y por tanto, privadas de retirada de seguridad. El mismo efecto general ha sido independientemente documentado en otras especies de roedores y en diversas clases de pájaros (Jenkins y col., 1963; Lack, 1966; Watson, 1967; Watson y Moss, 1971). Entre las cabras montaraces, ratones y antílopes, así como entre otros ungulados de las planicies africanas, las principales víctimas de los depredadores son los jóvenes, viejos e individuos poco firmes, cuya experiencia les dificulta el permanecer unidos a la manada (Murie, 1944; Mech, 1970; Kruuk, 1972). Este fenómeno es, probablemente, general allí donde la muerte por depredación es más que despreciable. Además, existe una fuerte evidencia de que los depredadores responden intensamente a los individuos desviantes de los grupos sociales que vigilan. Los estudiosos del comportamiento de los peces y de la Ecología han observado que es difícil marcar peces o introducir mutantes distintivos en presencia de depredadores. Los peces depredadores se ven estimulados por cualquier cambio en la apariencia y atacan preferentemente a individuos alterados. La preferencia por la simple propiedad particular de la presa ha sido convincentemente estudiada por Mueller (1971), quien realizó experimentos con gavilanes *(Falco sparverius)* y halcones *(Buteo platypterus)*. A ocho pájaros domésticos les fueron simultáneamente presentados grupos de diez ratones, de los cuales uno (o ninguno) había sido pintado de gris, mientras que los restantes permanecían de color blanco. Todas las aves de presa mostraron preferencia por el ratón de distinto color: cuatro presentaron una elección distinta si el ratón era blanco, mientras que los otros cuatro sólo reaccionaron cuando el ratón distinto era el gris. Así pues, el factor de la singularidad está

combinado con la preferencia de un color en particular, un posible ejemplo de lo que L. Tinbergen (1960) ha llamado la «imagen específica de búsqueda» de los depredadores. Los dos factores podrían interactuar de la siguiente forma. Si la imagen específica de búsqueda procede de experiencias previas satisfactorias y que a su vez han sido el resultado de perseguir animales peculiares, los depredadores tenderán a preferir un tipo particular de peculiaridad. Así pues, podrían adaptarse con rapidez a los jóvenes indefensos, a los viejos y enfermos, a los expulsados, etc. Esta estrategia electiva podría ser altamente eficaz para el depredador.

Habilidad competitiva incrementada

Las mismas estratagemas sociales utilizadas para rechazar a los depredadores pueden servir también para vencer a los competidores. Grupos de alces aproximándose a los lamederos de sal son capaces de desalojar a otros animales, incluyendo a los puerco espines, e incluso ratas, simplemente por la intimidadora apariencia del grupo aproximándose (Margaret Altmann, 1956). Observadores de los perros salvajes *(Lycaon pictus)* africanos han notado que el comportamiento coordinado de grupo es necesario no solamente para capturar la presa, sino también para protegerla de las hienas inmediatamente después de su muerte. A su vez, perros salvajes y hienas compiten con los leones.

He denominado «estrategas de bonanza» (Wilson, 1971a) a especies de escarabajos subsociales adaptados a explotar fuentes nutritivas que son muy ricas, pero al mismo tiempo esparcidas y efímeras: estiércol (*Platystethus* entre los Staphylinidae; y Scarabaeidae), madera muerta (Passalidae, Platypodidae y Scolytidae) y carroña (*Necrophorus* entre los Silphidae). Cuando los individuos se vuelven «ricos» por el descubrimiento de semejante fuente alimentaria, tienen aseguradas provisiones más que suficientes para sacar adelante su puesta. Sin embargo, deben excluir a los que están intentando participar en la misma fuente. El comportamiento territorial es común en todos estos grupos. Hay ocasiones, como en el caso de *Necrophorus*, que la lucha conduce a una completa dominación del alimento por parte de una sola pareja. Probablemente no sea una coincidencia el que los machos, y en menor proporción las hembras, de gran parte de las especies estén equipados con cuernos y fuertes mandíbulas, generalización que se extiende a otros estrategas de bonanza que no son subsociales, por ejemplo, los Lucanidae, Ciidae y muchos de los Scarabeidae solitarios. Por la misma ley, existe una ventaja obvia en permanecer en las cercanías del punto nutritivo para proteger a los jóvenes.

En los insectos sociales superiores, la acción de grupo es un factor decisivo en los encuentros agresivos entre colonias. Hay una observación común en el sentido de que las reinas de hormigas, en el acto de fundar colonias así como las jóvenes colonias poseedoras de obreras (las unidades más débiles), son destruidas en grandes cantidades por otras colonias mayores pertenecientes a la misma especie. Las reinas recientemente fecundadas de *Formica fusca*, por ejemplo, son capturadas y asesinadas cuando pasan las entradas del nido (Donisthorpe, 1915); la misma suerte corren un elevado porcentaje de reinas fundadoras en la hormiga *Iridomyrmex detectus*, así como en *Solenopsis invicta*. Las reinas de *Myrmica* y *Lasius* son devastadas por colonias de hormigas, incluyendo las pertenecientes a su propia especie y finalmente son retiradas del área o muertas (Brian, 1955, 1956a, b; Wilson, 1971a). Como corolario, las reinas fundadoras de colonias de hormigas y las colonias jóvenes son más abundantes allí donde las colonias maduras son escasas o faltan por completo. Brian, quien ha estudiado este efecto sobre la fauna británica con cierto detalle, descubrió una espectacular correlación inversa en diversos hábitats entre la densidad de colonias adultas y de reinas fundadoras de *Myrmica* y *Formica*. Efectos dispersivos similares han sido registrados en otros insectos sociales. En hábitats estables del sudoeste de Australia, las colonias maduras del termes *Coptotermes brunneus* están espaciadas unos 90 m. En las áreas intermedias, las reinas fundadoras son apresadas y destruidas. También, las colonias maduras compiten intensivamente por el limitado espacio de comida en los pocos árboles disponibles (Greaves, 1962). Un similar modelo de territorialidad intensa es el descrito en *Hodotermes mossambicus*, África del Sur, por Nel (1968). Es cierto que en los termes, cuando más de una pareja perteneciente a la misma especie tienen éxito en la fundación de colonias conjuntas, coexisten pacíficamente e incluso combinan sus fuerzas a ratos. Pero al cabo de unos pocos meses como máximo, se producen luchas y canibalismo, hasta que al final solo una de las parejas, y por tanto una sola colonia efectiva, sobrevive (Nutting, 1969). Las colonias de la avispa japonesa *Polistes fadwigae* separadas 3,5 m, roban y devoran las larvas entre sí. Si esta distancia se ve aumentada a 5 m artificialmente, las hembras dominantes luchan hasta alcanzar un nuevo orden de dominancia y las colonias se funden en una sola (Yoshikawa, 1963). Las abejas obreras de distintas colonias luchan por los mismos alimentos cuando las reservas azucaradas empiezan a gastarse (Kalmus, 1941). Bajo condiciones más naturales, las colonias de abejas que están juntas se ha visto, mediante el empleo de marcado radiactivo, que restringen entre sí las áreas de alimentación en función del grado de apiñamiento (Levin y Glowska-Konopacka, 1963).

Las luchas territoriales entre colonias maduras tanto de la misma como de distintas especies es común pero no universal en las hormigas. Se ha observado en diversos géneros, que pueden verse en la siguiente lista parcial: *Pseudomyrmex, Myrmica, Pogonomyrmex, Leptothorax, Solenopsis, Pheidole, Tetramorium, Iridomyrmex, Azteca, Anoplolepis, Oecophylla, Formica, Lasius* y *Camponotus*. Las más dramáticas batallas conocidas dentro de una especie son las llevadas a cabo por la hormiga *Tetramorium caespitum*. Descritas en primer lugar por el Reverendo Henry C. McCook (1879) a partir de observaciones en Penn Square, Filadelfia, estas «guerras» pueden detectarse en abundancia en las aceras y céspedes de las ciudades y pueblos del este de los Estados Unidos durante el

verano. Multitudes de cientos o miles de estas pequeñas obreras se enzarzan en combates que pueden durar horas, golpeándose y empujándose, mientras que nuevos contingentes de individuos son atraídos hasta el lugar mediante rastros olorosos. Aunque no se haya efectuado un estudio detallado de este fenómeno, parece ser en primera medida una disputa entre colonias adyacentes en las proximidades de sus territorios. Curiosamente, sólo una pequeña fracción de obreras se ve dañada o muerta.

Las contiendas territoriales entre colonias de distintas especies se producen únicamente de forma ocasional en las zonas de bajas temperaturas. Colonias de *Myrmica* y *Formica*, por ejemplo, devastan y capturan las zonas de nidificación pertenecientes a otras especies del mismo género (Brian, 1952a; Scherba, 1964). En contraste, las fuertes agresiones son muy comunes en los trópicos y en los zonas cálidas. Ciertas especies que causan plagas, en particular *Pheidole megacephala*, *Solenopsis invicta* e *Iridomyrmex humilis*, son famosas por su beligerancia y lo destructivo de sus ataques sobre la fauna de hormigas nativas allí donde hayan sido introducidas a causa del comercio humano (Haskins, 1939; Wilson y W. L. Brown, 1958; Haskins y Haskins, 1965; Wilson y Taylor, 1967). Incluso llegan al extremo de eliminar alguna de las especies, sobre todo a aquellas que están ecológica y taxonómicamente próximas a ellas. En el caso de *I. humilis*, sólo las más pequeñas y menos agresivas de las especies no se ven afectadas. Algunas de las batallas entre especies adquieren carácter épico por sus proporciones. E. S. Brown (1959) nos facilita el siguiente relato de una contienda entre colonias de la hormiga introducida de África *Anoplolepis longipes* y las colonias defensoras de dos especies nativas, *Oecophylla smaragdina* e *I. myrmecodiae*, en las islas Salomón:

> Las hormigas invasoras *Anoplolepis* se mueven por la base del tronco, lo que causa el descenso de grandes cantidades de *Oecophylla* rodeando el tronco en formación defensiva justamente por encima de ellas. Se produce entonces una especie de estira y afloja, moviéndose la línea divisoria entre ambas especies hacia arriba o hacia abajo y de un día para otro; cualquier hormiga errante dentro del territorio de la otra especie es usualmente rodeada y dominada. Eventualmente, una especie podrá hacerse con lo mejor de la otra, pero puede que esto no suceda por espacio de varios días o semanas...
>
> *Anoplolepis* ha avanzado por la base del tronco alrededor de un palmo sobre el territorio ocupado por *Iridomyrmex*, cuya fuerza ha descendido y ha formado una falange completa de incontables individuos que cubren casi completamente el tronco a lo largo de 60 cm. Al cabo de pocos días, esta formación defensiva aún estaba intacta, pero se había replegado más arriba del tronco; eventualmente fue siendo desalojada del tronco, con lo que fue *Anoplolepis* la que tomara posesión de la copa.

El resultado de tales encuentros debe depender de diversos factores: tamaño y número de los individuos, agresividad, seguridad del sitio de nidificación y así sucesivamente. Además, la agresión puede tomar la forma de mecanismos más sutiles. Brian (1952a, b) halló que la toma de posesión de los sitios de nidificación por parte de diversas especies de hormigas Escocesas es, normalmente, gradual, pudiendo involucrar diversos métodos. *Myrmica scabrinodis*, por ejemplo, toma los nidos de *M. ruginodis* ya sea por asalto directo, lo que provoca la evacuación total de *ruginodis*, o por ocupación gradual del nido, cámara por cámara, o por ocupación subsecuente y tenaz en condiciones físicas adversas, particularmente un frío intenso, que desaloja a la otra especie temporalmente.

En caso de competición dentro de la misma especie, deberíamos esperar que, en general, los grupos prevalecieran sobre los individuos, así como los grupos mayores sobre los menores. En consecuencia, al entrar en juego la competición debiera ser una potente fuerza selectiva no sólo favorecedora del comportamiento social sino también de los grupos de gran tamaño. Lindburg (1971) demostró un caso directo de esta relación en una población local de macacos rhesus distribuidos libremente (*Macaca mulatta*), que estudió en el norte de la India. La población estaba dividida en cinco tropas, la mayor parte de las cuales habían solapado sus zonas de distribución entrando en contacto de forma ocasional. En los encuentros agresivos entre dos de dichas tropas, normalmente se retiraba el grupo más pequeño. Idénticas presiones selectivas debieran operar a favor de coaliciones o pandillas en las sociedades. El fenómeno se produce comúnmente en lobos y en aquellas especies de primates como babuinos y macacos rhesus, donde las jerarquías dominantes juegan un importante papel en la organización social. En otros términos, las coaliciones se conocen en los animales agresivos que poseen un nivel suficientemente alto de inteligencia como para recordar y explotar unas relaciones cooperativas.

Eficacia nutritiva incrementada

Hemos terminado considerando las notablemente diversas formas según las cuales la agregación y un comportamiento cooperativo pueden impedir a los organismos individuales de ser convertidos en energía por parte de los depredadores. Vamos a examinar ahora las formas igualmente diversas según las cuales la conducta social puede evitar que otros organismos se conviertan en energía. Existen dos categorías principales de alimentación social: *aprovisionamiento imitativo* y *cooperativo*. En la primera de ellas, el animal se dirige hacia donde lo hace el resto del grupo. Los conocimientos comunes y la eficacia de semejante asociación nutritiva exceden de los grupos de individuos que actúan de forma similar pero independiente, siendo el resultado un producto secundario de las acciones egoístas procedentes de cada miembro del conjunto. En el aprovisionamiento cooperativo existe una cierta medida de al menos un freno altruista temporal, estando los comportamientos de los miembros del grupo frecuentemente diversificados y siendo las formas de comunicación típicamente complejas. Algunas de las sociedades más avanzadas, posiblemente incluyendo las del hombre primitivo, se basan en la estrategia de cacería cooperativa. Esto puede quedar reflejado en el hecho de que las cualidades que intuitivamente asociamos a un com-

portamiento social superior (altruismo, diferenciación de los miembros del grupo e integración de éstos por comunicación) son las mismas que evolucionan directamente hacia una consecución del aprovisionamiento cooperativo.

El aprovisionamiento imitativo está basado en el arraigo de respuestas entre animales que van desde la más simple estimulación directa del comportamiento nutritivo o de búsqueda hasta la más elaborada imitación de los movimientos de un animal por parte de otro. La clasificación de estas diversas formas de coacción ha evolucionado merced a los experimentos y escritos de Thorpe (1963a), Klopfer (1957, 1961) y Alcock (1969), cuya síntesis es la que aquí se presenta.

Imitación real. Copia de un acto nuevo o improbable. Los ejemplos incluyen el aprendizaje de dialectos particulares en el canto de ciertas especies de pájaros, así como la transmisión cultural de la limpieza de patatas por parte de los macacos japoneses.

Facilitación social. Forma ordinaria de conducta iniciada o incrementada en situación de paz o frecuentemente por la presencia o acciones de otro animal. En orden a proporcionar un estímulo facilitador, el otro animal precisa no estar involucrado en el acto que causa. Hay ocasiones en que no hace nada más que aparecer en escena, o sea, provocar el «efecto de audiencia».

La facilitación puede que sólo provoque efectos temporales, pudiendo conducir a una forma incidental de aprendizaje. Por ejemplo, un animal observador pudiera descubrir alimento en un sitio en particular siempre y cuando su atención estuviera centrada en él y aprendiera a buscar el alimento incluso después de que marchase el primer animal.

Aprendizaje observacional (denominado en ocasiones *aprendizaje enfático*). Aprendizaje no premiado que se produce cuando un animal vigila las actividades de otro. Para demostrar que se ha producido aprendizaje por observación hace falta probar que el observador no estaba recompensado por su compañero sino que su comportamiento se había alterado después (en ausencia del compañero) como consecuencia de lo que había visto y recordaba. De este modo, de un ave que hubiera visto a un compañero atacado por una serpiente y que procurara evitar el mismo tipo de serpiente en encuentros siguientes, podría decirse que había adquirido un aprendizaje por observación. Técnicamente, el aprendizaje observacional puede clasificarse tanto en el sentido de una imitación como de una facilitación social, según la complejidad y la novedad del comportamiento repetido. Una buena parte del comportamiento humano, por supuesto, está basado en el aprendizaje observacional que es imitativo en condiciones naturales.

Las ventajas de la nutrición imitativa han sido dilucidadas en unos pocos ejemplos. Turner (1964) describió cómo los pinzones *(Fringilla coelebs)* empiezan a nutrirse con alimentos familiares si observan a otros pinzones en el momento de comer. Ocasionalmente, también penetran en nuevos micro-hábitats e intentan utilizar nuevos alimentos si ven que otros lo hacen; esto se hace particularmente cierto en los jóvenes, que son menos cautelosos. Como consecuencia, las bandadas de pinzones pueden localizar y desviarse hacia nuevos lugares alimentarios con mayor presteza que las aves que actúan por separado. Los primates parece ser que se apartan de su camino con el fin de obtener tal información. Los babuinos *(Papio cynocephalus)* a veces se tocan el hocico en lo que parece ser un intento por parte de un animal de oler el contenido de la boca de otro (véase figura 3-11). El intercambio es mucho más frecuente cuando el segundo babuino tiene comida en la boca. Altmann y Altmann (1970) han apuntado una hipótesis razonable en el sentido de que la información sobre nuevas fuentes de alimento puede esparcirse así por la tropa. Un comportamiento similar ha sido registrado por Hall (1963a) en *P. ursinus* y por Struhsaker (1967a) en monos de Etiopía *(Cercopithecus aethiops)*.

Kummer (1971) ha argüido que la intensidad de facilitación social en la alimentación, y de aquí el grado de coordinación en el comportamiento de grupo, aumenta con la severidad del entorno al cual está adaptada la sociedad. Las tropas de chimpancés o tamarinos viven en hábitats forestales donde los alimentos, agua y guaridas siempre están a una corta distancia. En consecuencia, cada miembro de la tropa puede comer, beber y dormir cuando le apetece, mientras que la coordinación con otros miembros del grupo es débil. Pero una tropa de papiones hamadrías, que vive en un ambiente áspero donde los refugios están separados de las fuentes de agua y alimento, debe operar

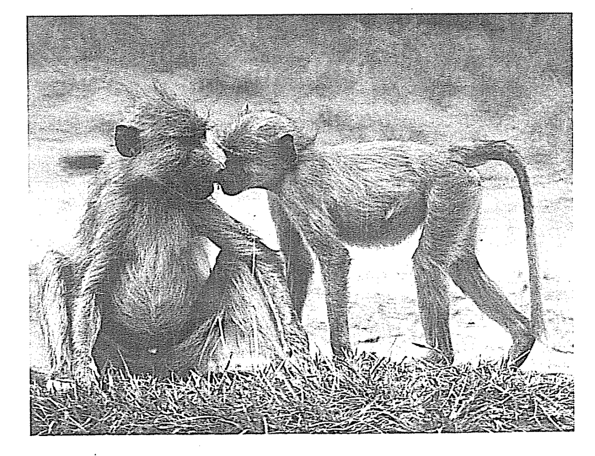
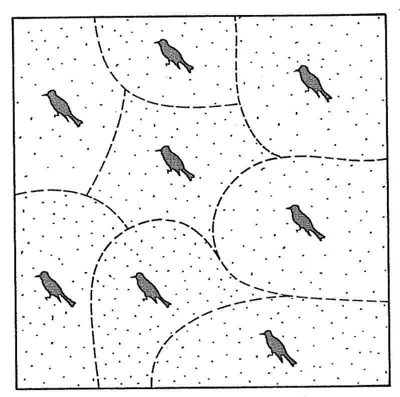


Figura 3-11
Hocicqueo en babuinos amarillos, una interacción que se supone esparce información relativa a las nuevas fuentes alimentarias entre tropas. (De Altmann y Altmann, 1970.)

con un alto grado de sincronismo. Un papión que se para a beber mientras el resto de la tropa prosigue la marcha, probablemente perderá contacto y caerá víctima de algún depredador al acecho. Por el contrario, otro papión que se niegue a beber cuando lo hacen sus compañeros porque todavía no tenga sed, probablemente la tendrá antes de llegar al próximo abrevadero, a no ser que se separe del grupo y se arriesgue a perecer en las garras de un depredador.


TERRITORIOS DE NUTRICIÓN

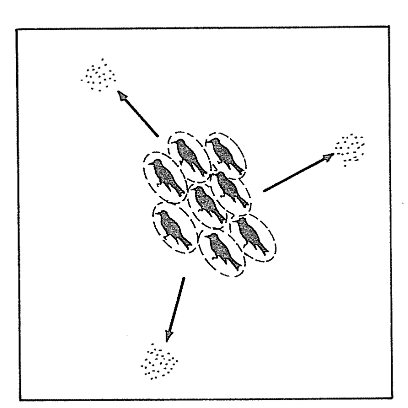

BANDADAS DE NUTRICIÓN

Figura 3-12
Principio de Horn sobre la búsqueda de alimento del grupo. Si el alimento está más o menos esparcido de forma dispersa por el medio y puede ser defendido económicamente, es energéticamente más eficaz la ocupación de territorios exclusivos (arriba). Pero si el alimento se presenta en puntos impredecibles, los individuos deberían colapsar sus territorios a puntos de descanso o de construcción de nidos, buscando alimento en grupo (debajo).

Los conformistas se benefician de los conocimientos conjuntos de sus compañeros. Los papiones sagrados de Kummer y los babuinos de Altmann, en Amboseli, viajaban directamente de acá para allá hacia los manantiales que no estaban a la vista de los lugares de descanso. Evidentemente operaban en base a unos conocimientos previos quizás contenidos en la memoria de los jefes adultos. En el valle central de California, enormes bandadas de estorninos abandonan a sus polluelos y vuelan en línea recta hacia las fuentes de alimento distantes 80 kilómetros. La longitud de los vuelos es aún mayor en invierno, cuando el alimento es escaso (W. J. Hamilton III y Gilbert, 1969). Siguiendo a la bandada, un estornino en particular tiene las mayores probabilidades de hallar adecuadas cantidades de alimento en un día determinado, ya que está utilizando los conocimientos de los pájaros más experimentados del grupo. También invertirá una menor cantidad de energía en la búsqueda del alimento. Teóricamente, el factor principal de los lugares coloniales de reposo y anidamiento, como ha demostrado Horn (1968) en un elegante análisis geométrico, es que las reservas de alimentos son considerablemente variables en el espacio y en el tiempo. O sea, el alimento debe aparecer en zonas del ambiente irregulares e impredecibles. Si se presenta en zonas pero puede conseguirse en determinados puntos permanentemente o a intervalos predecibles, los individuos anidarán lo más cerca posible de estos puntos y volarán hacia ellos por separado. Pero si el alimento está distribuido a través de los alrededores y lo suficientemente concentrado como para algo más que reponer las energías gastadas en su defensa, los individuos tomarán territorios separados y excluirán de ellos a cualquier otro pájaro (véase figura 3-12). La fijación de lugares de reposo no significa que se establezcan «microterritorios» que preserven el acceso exclusivo individual a un punto de anidamiento en particular dentro de la colonia. El rasgo importante de este tipo de vida colonial es que el grupo esté lo suficientemente concentrado como para alimentarse más o menos como una unidad. El principio de Horn puede extenderse fácilmente a muchas clases de aves coloniales, desde mirlos y vencejos, hasta garzas, ibis, espátulas y diversas aves marinas. Las golondrinas de mar constituyen un ejemplo extremo de aves marinas que anidan en agregaciones y se alimentan en grupos y en zonas nutritivas altamente impredecibles. Su alimento está compuesto por cardúmenes de pequeños peces que se mueven en las proximidades de la superficie. Las bandadas coloniales se ven favorecidas tanto por el incremento de la eficacia nutritiva como por la superioridad de la defensa contra depredadores. Los investigadores más cuidadosos del comportamiento social de las aves, incluyendo a Fisher (1954), J. M. Cullen (1960), Orians (1961a, b), Brown (1964, Kruuk (1964), Crook (1965), Patterson (1965), Ward (1965), Horn (1968) y Brereton (1971), han documen-

tado la operación de uno o de ambos factores principales. Pero la dificultad de situarlos conjuntamente en las mismas escalas de mortalidad y éxito reproductivo ha impedido cualquier evaluación acerca de sus relativas contribuciones a la evolución social.

Las bandadas no son más expertas en el hallazgo de comida que los grupos desorganizados. Lo más probable es que puedan recogerlo con mayor eficiencia. La eficacia que cuenta para un miembro individual no es la intensidad en que una porción de comida es recogida por el grupo, sino la dosis nutritiva por animal y por unidad de tiempo. Las aves insectívoras como los airones, anis, currucas y cazamoscas, potencialmente se benefician de la alimentación en bandadas, pues el grupo puede alcanzar una mayor proporción de insectos que los individuos esparcidos. Por la misma razón, los chirlomirlos que devoran hormigas siguen a las formaciones de hormigas amazonas *Eciton* en América Central y del Sur, mientras que los airones del ganado, los airones nivales y los estorninos de los pastores, esperan al punto al ganado y a otros mamíferos herbívoros para nutrirse de los insectos a los que inquietan (Short, 1961; Heatwole, 1965; Willis, 1967). A. L. Rand (1953) observó que las tasas de alimentación de los anis *Crotophaga sulcirostris* seguidores del ganado eran muy superiores que las de los que se alimentaban solos.

En el desierto Mohave de California grandes bandadas mixtas de pájaros se alimentan de noviembre a mayo a través de la vegetación rala y miserable. El máximo de diversidad en la bandada se alcanza en abril y cualquiera de ellas puede contener entre 50 y 200 individuos, de los que en su mayoría son gorriones de Brewer, gorriones de cuello negro, gorriones de cabeza blanca, conjuntamente con otros gorriones, echalumbres, cardenales, febes, carpinteros, buscaretas de los cactus, vireos, currucas, abadejos y cazamoscas *Empidonax*. Muchos de los miembros del conjunto son devoradores de semillas. De acuerdo con Cody (1971), las bandadas se mueven de forma predecible a lo largo de ciertas zonas, manteniendo velocidades relativamente constantes. Describen trayectorias rectas a lo largo de distancias mayores de lo que lo harían individuos solitarios. Según los resultados de simulacros efectuados con computadoras, Cody concluyó que, bajo una amplia gama de condiciones, las bandadas hacen un uso mucho más eficiente tanto de los recursos no renovables como de los renovables. Consideremos en primer término los recursos no renovables, tales como los frutos de tollón *(Heteromeles arbutifolia)* y de *Rhus laurina*. La bandada reduce cada parcela alimentaria más a fondo de lo que lo haría un individuo. En consecuencia, a medida que progresa se comporta como una segadora gigante que deja áreas perfectamente devastadas yuxtapuestas con otras relativamente intactas. Girando y volviendo a girar durante períodos de días, la bandada puede distinguir con facilidad y evitar previamente los lugares ya explotados y dedicar todo su tiempo a los que presentan la cosecha intacta. En contraste, los individuos esparcidos reducen estas fuentes no renovables gradual y llanamente. A medida que pasa la estación, el tiempo necesario para encontrar cada zona alimentaria aumenta progresivamente, aun cuando la cosecha total restante pueda ser igual a aquella área similar ocupada por la bandada. Una distinta línea de razonamiento se aplica a los recursos renovables, como las semillas e insectos alados. Debido a esta circunstancia, la bandada espaciará más sus visitas a cada zona de vegetación, por término medio. Por tanto, obtendrá un rendimiento medio superior cada vez que pase. Cody ha sugerido que la velocidad y tasa de retorno de las bandadas ha evolucionado para devolverlas a los puntos previamente visitados aproximadamente al mismo tiempo que las plantas producen una nueva cosecha.

Otro tipo de eficiencia nutritiva la han conseguido las larvas de *(Neodiprion pratti banksianae)*. Estos insectos parecidos a orugas se alimentan en apretados grupos sobre las coníferas en cuestión. Ghent (1960) descubrió que la ventaja principal de la agregación se presenta en el primer estadio, cuando las larvas son muy pequeñas y débiles, experimentando una gran dificultad al masticar las agujas de pino de las que dependen. En los experimentos de Ghent, el 80 % de las larvas aisladas de sus compañeras perecieron, mientras que sólo el 53 % de las que permanecieron juntas murieron. El efecto estadístico es que hay una mejora a partir del tamaño del grupo: incluso cuando una larva pertenece a un grupo, intenta individualmente establecer su propia zona alimentaria. Cuando una de ellas consigue penetrar hasta el suculento tejido interno, ya sea por suerte, por superior fuerza o por mayor destreza en encontrar un punto más débil, las otras larvas son rápidamente atraídas por el aroma de las sustancias volátiles las secreciones salivales y las materias vegetales liberadas en el aire. Muy pronto se amplía la brecha y todas las larvas pueden comer.

Puede verse fácilmente que, si la nutrición en masa aumenta el rendimiento de los alimentos, las tácticas cooperativas realizadas por la misma masa pueden mejorarlo aún más. Varios grupos de mamíferos han desarrollado maniobras cooperativas de caza relativamente sofisticadas, en cualquier caso como adaptación para compensar perjuicios anormalmente grandes o suavizar la depredación. En su estudio pionero sobre los lobos del Parque Nacional de Monte McKinley (Mount McKinley National Park), Murie (1944) encontró que estos carnívoros pueden capturar su principal gran presa, el carnero Dall, sólo con dificultad. El grupo va de una manada a otra buscando a un individuo débil o enfermo y también a uno descarriado en un terreno donde se encuentre en desventaja. Un solo lobo puede atrapar a un individuo sano con muchas dificultades si se halla sobre una ladera; el carnero lo distancia con facilidad corriendo cuesta arriba. Dos o más lobos son capaces de cazar con mayor éxito ya que se distribuyen y a menudo son capaces de manejar al carnero llevándolo hasta la parte baja de una colina o a un lugar llano. En ambas circunstancias, la ventaja está de su parte. Donde los lobos cazan alces, como en el Isle Royale National Park de Michigan, la caza cooperativa se hace precisa tanto para atrapar a la presa como para imposibilitarla (Mech, 1970).

Los cánidos más sociales de todos son los perros salvajes de África *Lycaon pictus*. Estos animales relativamente pequeños están soberbiamente especializados en cazar a los grandes ungulados de las planicies, incluyendo gacelas, cebras y gnús. Las jaurías, a menudo bajo la tutela de un jefe, se fijan en un animal aislado y lo persiguen en una carrera a muerte, en ocasiones a través de manadas de otros ungulados que, o bien permanecen alerta o bien se dispersan a corta distancia. El *Lycaon* ordinariamente no caza a la presa en terreno abierto, aunque a veces utiliza una cobertura para aproximarse más a los animales. Estes y Goddard (1967) observaron a uno de estos grupos corriendo a ciegas por una pequeña elevación con la esperanza de sorprender a algún animal al otro lado (sin que tuvieran éxito). Las presas que intentan escapar frecuentemente describen círculos, una táctica que puede ayudarlas a esquivar a un perseguidor solitario. Esta maniobra, sin embargo, puede ser fatal cuando se trata de una jauría: los perros rezagados detrás del conductor o jefe simplemente se desvían hacia el animal que gira cortándole el camino. Una vez lo han atrapado, lo acosan por todas partes y lo despedazan. Una vez han descuartizado la presa, deben prepararse para luchar contra las hienas, que habitualmente los siguen e intentan robar su comida. Los problemas inherentes al gran tamaño de la presa y a la lucha con las hienas hacen improbable que un perro aislado pueda sobrevivir demasiado tiempo por sí mismo. Estes y Goddard calcularon que el tamaño mínimo de la jauría debe ser de cuatro o seis adultos. Las hienas tienen unos hábitos de caza similares a los de los perros salvajes africanos y compromiso hacia la vida social comparablemente fuerte. Observando un total de 34 cacerías de cebras, Kruuk (1972: 185) obtuvo la impresión de que la frecuencia de éxitos estaba correlacionada con el número de hienas que tomaban parte en la cacería. Sin embargo, sus datos no bastaban para ser estadísticamente significativos.

Los leones también cazan en sociedad. Cuando varios miembros de una familia se aproximan juntos a una presa, se extienden en un frente que a veces llega a los 200 m. Esta coordinación parece ser deliberada: los leones del centro detienen o disminuyen su avance mientras que los de los flancos ocupan rápidamente sus posiciones; entonces avanzan todos a una. Schaller (1972) menciona el siguiente episodio considerándolo típico:

> A las 18,45, cinco leonas y un macho divisaron una manada de unos 60 gnús a 2,7 kilómetros de distancia, por lo que parecían puntos negros sobre la llanura amarilla y gris. Los leones avanzaron lentamente hacia ellos. En el ocaso, los gnús se habían agrupado. El último rayo de luz se había extinguido a las 19,30, cuando los leones se detuvieron a 300 m de la manada. Las leonas se desplegaron en un frente de 160 m y a favor del viento, con el macho a 60 m por detrás de ellas. Se agacharon a 200 m de la manada, con lo que yo sólo podía ver ocasionalmente una cabeza a medida que avanzaban juntas; el macho permanecía en pie. Cinco minutos después, una hembra del flanco izquierdo acometió y dio alcance a uno de los gnús, pero no fui capaz de ver los detalles. Dos leonas más se reunieron con ella. La manada se dirigió hacia la derecha y dos leonas y el macho corrieron en ángulo hacia ella, persiguiéndola durante 100 m pero sin resultados positivos. El gnú estaba sobre sus espaldas mientras que una de las leonas agarraba su hocico con los dientes, una segunda lo mordisqueaba en la parte baja del cuello y una tercera en el pecho. Entonces se abalanzó el macho y de un bocado le abrió las ingles.

No hay duda de que la acción en grupo es necesaria para someter a presas especialmente difíciles. Schaller presenció un incidente en que una leona solitaria acosó a un búfalo macho y lo agarró por el cuello. El búfalo continuó su marcha hasta que la leona abandonó la presa, momento en que cargó y la cazó en un árbol.

Las orcas o ballenas asesinas *(Orcinus orca)* son los lobos del mar, grandes depredadores sociales que cazan en grupo incluso grandes mamíferos. Merodean a lo largo de las costas de California y México alimentándose principalmente de leones marinos, marsopas y ballenas (Brown y Norris, 1956; Martínez y Klinghammer, 1970). Un grupo de 15 ó 20 fue visto persiguiendo a aproximadamente 100 marsopas, probablemente *Delphinus bairdi*. Las orcas rodean a las marsopas, estrechando gradualmente el cerco para agruparlas en el interior. De improviso, una de ellas carga contra las marsopas devorando varios de los animales atrapados, mientras que sus compañeras mantienen el cerco. Luego permuta su puesto con otra orca, que se alimenta durante un rato. Este procedimiento continúa hasta que ya no queda ninguna marsopa. *Orcinus* usa distintas tácticas para desarbolar a otras ballenas mayores que ella misma. Atacan en masa: algunas hacen presa en las aletas pectorales para inmovilizar a la víctima, mientras que otras muerden la mandíbula inferior y arrancan pedazos de carne. La lengua es el órgano más apetitoso. Si la ballena no saca la lengua, la orca fuerza su boca introduciendo en ella su cabeza y arrancándola. Algunos grandes peces depredadores también cazan en cardúmenes. Se les ha observado rodeando cardúmenes de peces más pequeños, dirigiéndolos hacia espacios reducidos (Eibl-Eibesfeldt, 1962). La magnitud de la cooperación en tales maniobras, si es que existe, parece estar lejos de la desplegada por las ballenas asesinas.

Los últimos desarrollos en la alimentación cooperativa pueden encontrarse en los insectos sociales superiores. Los miembros de la casta de las obreras, unidos por su estatus neutro y su compromiso altruista con las castas reproductoras, son muy sensibles hacia las señales de sus compañeros de colonia. Algunas hormigas corren hacia los movimientos bruscos, incluidos los de sus compañeras de nido, viéndose colectivamente involucradas en la captación y muerte de las presas (Wilson, 1962a, 1971a). Cuando las obreras de la hormiga segadora *Pogonomyrmex badius* atacan a un insecto grande y activo en la vecindad del nido, descargan la feromona de alarma 4-metil-3-heptenona por sus glándulas mandibulares. Esta sustancia atrae y excita a otras obreras a distancias de 10 cm (igual como lo hace en presencia de estímulos peligrosos), con el resultado de que la presa es sometida con mayor rapidez. Así pues, en *P. badius* y probablemente en otras

especies de hormigas depredadoras que utilizan feromonas de alarma, el reclutamiento es un afortunado subproducto de las comunicaciones de alarma (Wilson, 1958d). Una relación paralela entre dos funciones del comportamiento completamente distintas es la existente en la vida social de la abeja, donde las feromonas de la glándula de Nasanov se usan a veces para reunir a las obreras que se han perdido mientras comían o participaban en la enjambrazón de la colonia, así como para reclutar en otras circunstancias a compañeras de nido hacia fuentes de polen y de néctar recientemente descubiertas (Renner, 1960; Butler y Simpson, 1967).

Existen algunas evidencias para sugerir que los insectos sociales dejan «señales a distancia» alrededor de los descubrimientos alimentarios, estando algunos estudios encaminados a esclarecer el fenómeno. Las bandejas de cristal con comida que han sido visitadas por abejas obreras son preferidas por las nuevas visitas a las que no han tenido audiencia, incluso cuando cada una de ellas contiene el mismo alimento (Chauvin, 1960). La sustancia que las obreras depositan puede extraerse y se dice que procede de las glándulas de Arnhardt situadas en el tarso. La misma feromona puede ser responsable de las pistas olorosas dejadas por las abejas, según describiera Lecomte (1956) y Butler y col. (1969). Las pistas, ya sean trazadas deliberadamente o no, sirven como guías rudimentarias para las obreras que han aterrizado en la colmena adecuada pero siguen buscando la entrada.

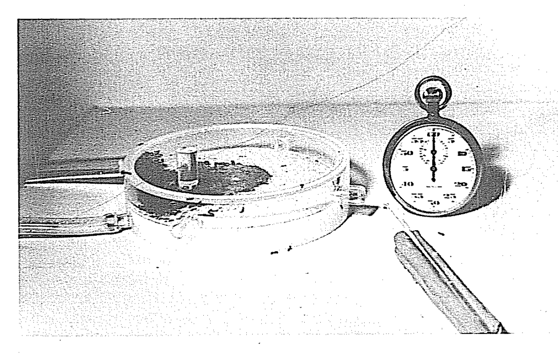
El aroma del alimento introducido en los nidos también puede influenciar el comportamiento de las compañeras de nido y de cualquier forma funciona como un primitivo método de comunicación para el reclutamiento. Las abejas obreras reconocen el olor de las fuentes alimentarias tanto si proviene de los cuerpos de los individuos que han tenido éxito en la búsqueda de alimento como del néctar regurgitado por ellos. Si han tenido experiencias en el campo con flores o néctar que presentaban el mismo aroma, volverán a visitar el lugar buscando alimento. La respuesta puede ser inducida en ausencia de movimientos u otras formas de comunicación. Los apicultores rusos han utilizado el principio para guiar a las abejas hacia las plantas que desean polinizar. Tomando un ejemplo típico, las colonias son entrenadas para los tréboles rojos alimentándolas con agua azucarada donde han permanecido los tréboles durante varias horas. Después de esta exposición, las obreras en busca de alimento intentan hallar trébol rojo en la vecindad de la colmena. Se ha usado el mismo método para incrementar la polinización en alfalfa, algarroba, girasol y árboles frutales (von Frisch, 1967). Free (1969) ha sido recientemente capaz de demostrar que el olor de los almacenes de alimentos produce un efecto similar sobre los abejorros.

El siguiente paso de sofisticación en el reclutamiento químico es el funcionamiento en tándem (Hingston, 1929; Wilson, 1959a; Hölldobler, 1971a). Cuando una obrera de las pequeñas hormigas mirmicinas *Cardiocondyla venustula* encuentra una partícula alimenticia excesivamente grande como para ser transportada, vuelve al nido y entra en contacto con otra obrera. La interacción sigue una secuencia estereotipada. Primero, la conductora se queda hasta que es tocada en el abdomen por la hormiga siguiente. Entonces recorre una distancia de aproximadamente 3 a 10 mm, o entre una y varias veces la longitud de su propio cuerpo, volviendo a detenerse. La hormiga siguiente, ya en un estado de excitación aparentemente debido a una secreción liberada por la conductora, marcha detrás suyo, establece un nuevo contacto y dirige a ésta hacia fuera. Después de cada contacto y subsecuente empuje hacia fuera de la conductora, la que la sigue puede empujarla por detrás inmediatamente y moverla de nuevo. Más comúnmente, describe círculos alrededor de ella en un movimiento rápido que dura varios segundos y a una distancia de un centímetro del camino señalado por la conductora. Al cabo de poco tiempo, sin embargo, la que describe círculos vuelve a entrar en contacto con la conductora. Eventualmente, ambas alcanzan la partícula alimenticia. El funcionamiento en tándem también se produce en las grandes formicinas del género *Camponotus*, que ha evolucionado independientemente en diversas líneas filéticas.

La forma más elaborada de reclutamiento químico es el sistema de pistas olorosas. La comunicación por pistas evidentemente ha evolucionado, al menos en algunos grupos de hormigas, a partir del funcionamiento en tándem. En varias especies de *Camponotus* y en la especie esclavizadora *Harpagoxenus americanus*, se emplea una forma intermedia de comunicación. La hormiga conductora no espera a ser tocada, sino que corre en dirección opuesta al nido y hacia el objetivo previamente descubierto. Mientras tanto, emite una feromona que persiste en forma de rastro oloroso de vida corta. Según la especie de que se trate, entre 1 y 20 obreras siguen en fila india a la conductora y la totalidad del grupo alcanza el objetivo más o menos al mismo tiempo.

Hay sólo un paso evolutivo de estas procesiones guiadas por una pista a las comunicaciones típicas por pista, donde en ausencia de las trazadoras de la pista las seguidoras se guían sólo por el olor a través de grandes distancias. Hay un caso bien analizado; el de las hormigas del género *Solenopsis*, que puede servir de paradigma (Wilson, 1959c, 1962a; Wilson y Bossert, 1963; Hangartner, 1969a). Cuando las obreras de la hormiga importada *S. invicta* (*S. saevissima* antiguamente) dejan su nido en busca de alimento, pueden seguir pistas olorosas preexistentes durante un corto tiempo, pero eventualmente se separan y empiezan a explorar solas. Cuando están solas, conocen la ubicación del nido guiándose por el sol, o sea, están al tanto del ángulo subtendido por las líneas trazadas desde el nido hasta su posición y en la dirección del sol (compás solar). Cuando una obrera encuentra alimento en cantidad excesiva para poderlo transportar, va hacia el nido más lentamente, con un paso deliberado. A intervalos proyecta el aguijón y pasa su punta con suavidad por la superficie del suelo, de forma parecida a como una pluma se utilizaría para trazar una fina línea. Cuando el aguijón toca la superficie, brota una feromona de la glándula de Dufour. Cada obrera

dispone sólo de una cantidad equivalente a un nanogramo de sustancia olorosa en un momento dado. De ahí se deduce que la feromona debe ser un atractivo muy potente. En 1959 demostré que es imposible inducir un proceso completo de reclutamiento en estas hormigas con pistas artificiales obtenidas de extractos o frotis de glándulas de Dufour. Tales pistas inducen a docenas de individuos a seguirlos a distancias de un metro o más. Cuando la feromona concentrada se deja difundir a partir de una varilla de cristal colocada cerca del nido, las



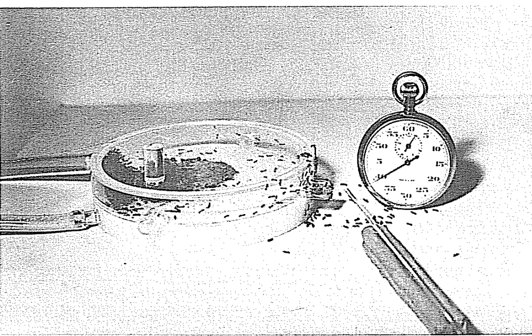


Figura 3-13

La respuesta de las obreras de la hormiga de fuego ante una sustancia marcadora de pista evaporada. Arriba: antes de iniciar el experimento se extrae el aire del nido (mediante succión por un tubo insertado a la izquierda) procedente de la dirección de la varilla de cristal que aún no ha sido tratada. Abajo: al cabo de poco tiempo después de que la varilla haya sido impregnada con un concentrado de la glándula de Dufour, una considerable fracción de obreras deja el nido y se mueve en dirección a la varilla. (De Wilson, 1962a.)

obreras se agolpan en sus proximidades y pueden ser guiadas si la varilla se mueve lo bastante despacio, sólo por el vapor (véase figura 3-13). Cuando se dejaron evaporar grandes cantidades de sustancia cerca de las entradas de nidos artificiales, salieron la mayoría de sus habitantes, incluyendo obreras con larvas y pupas e incluso en una ocasión, la reina.

Si la obrera que deja la pista olorosa se topa con otra, va hacia ella. Puede ser que no haga nada más que embestirla con dureza antes de reemprender su camino, pero a veces la reacción es más fuerte: trepa parcialmente sobre ella y sacude su propio cuerpo suave pero vigorosamente según un plano vertical. El movimiento vibratorio, que es exclusivo de estos encuentros, también ha sido descrito en *Monomorium* y *Tapinoma* por Szlep y Jacobi (1967), así como en *Camponotus* por Hölldobler (1971a). Hölldobler ha sido capaz de demostrar experimentalmente que el movimiento estimula a las otras obreras para seguir la pista recién trazada. En *Solenopsis*, sin embargo, el movimiento parece no ser esencial, ya que las obreras en contacto no exhiben un comportamiento seguidor de la pista distinto del comportamiento de las que no están en contacto. La feromona es, por sí misma, suficiente para inducir un inmediato comportamiento de seguimiento de la pista al ser depositada en pistas artificiales.

Las obreras de algunas especies de abejas sin aguijón (Meliponini) son capaces de comunicar el emplazamiento de los hallazgos nutritivos mediante sistemas de pista química, básicamente similares a los de las hormigas (Lindauer y Kerr, 1958, 1960). Cuando una obrera de *Trigona postica* encuentra alimento, por ejemplo, realiza primero tres o más vuelos normales de recolección entre la colmena y el punto. Entonces comienza a detenerse en sus vuelos hacia la colmena cada dos o tres metros, posándose sobre una hoja, un guijarro o un montoncito de arena, abriendo sus mandíbulas y depositando una gotita de secreción procedente de sus glándulas maxilares. Otras abejas dejan el nido y empiezan a seguir ahora el rastro oloroso.

Nedel (1960) encontró subsecuentemente que las glándulas mandibulares de las *Trigona* eran más desarrolladas que las de otras especies de abejas. Además, después de vaciarse, los reservorios volvían a llenarse al cabo de 20 minutos. De acuerdo con Kerr, Ferreira y Simões de Mattos (1963), las pistas de *Trigona* están polarizadas, o sea, se depositan grandes cantidades de sustancia olorosa cerca de la fuente nutritiva. En tres especies estudiadas por estos investigadores en Brasil, las manchas olorosas conservaron su actividad por períodos comprendidos entre 9 y 14 minutos. Los estímulos de alerta en las comunicaciones de *Trigona*, o sea, la acción que hace interesarse a las otras obreras antes de que salgan y sigan la pista olorosa, son considerados por Kerr y sus compañeros, así como por Esch (1965, 1967a, b), como un sonido zumbante ejecutado por las obreras que han tenido éxito en la búsqueda poco después de volver al nido. De acuerdo con Esch, la longitud de una pulsación en particular aumenta con la duración del viaje de forma precisa.

La mayoría de especies de abejas sin aguijón anidan y se nutren en los bosques tropicales y la comunicación por pistas olorosas parece ser la más idónea para los reclutamientos en aquel hábitat. La buscadora individual de alimento puede seguir mejor su camino entre los troncos de los árboles y la vegetación si está guiada punto por punto por señales frecuentemente repetidas. Las pistas olorosas también presentan la ventaja de guiar tanto sobre el suelo como a lo largo de los troncos, transmitiendo información tridimensional muy necesaria en los altos bosques tropicales. No hay dudas sobre la superioridad de la comunicación por pistas como medio de reclutamiento. Las colonias de *Trigona* que lo utilizan son capaces de reunir auténticas multitudes de obreras en las nuevas fuentes alimentarias con mucha mayor rapidez que las colonias pertenecientes a otras especies.

La danza contoneada en las abejas es el *non plus ultra* en las comunicaciones para la búsqueda de alimento, pues utilizan mensajes simbólicos que van directamente del objetivo a la obrera, antes de que inicie el viaje. También opera a través de excepcionalmente largas distancias, excediendo el alcance de cualquier otra comunicación animal, a excepción de los cantos de las ballenas. La danza contoneada será mejor descrita y con mayor detalle, en otro contexto, en el capítulo 8.

Penetración de nuevas zonas adaptativas

Ocasionalmente, una invención social permite la entrada en un nuevo hábitat o incluso en una forma de vida totalmente nueva. Uno de estos casos es el del escarabajo estafilínido *Bledius spectabilis*, el cual ha desarrollado un especial cuidado maternal que difícilmente podría esperarse de un coleóptero. El cambio ha permitido a la especie penetrar uno de los ambientes más duros que existen: los lodos de las costas europeas, donde el animal debe subsistir con algas y afrontar condiciones extremas que van desde una elevada salinidad hasta carencia periódica de oxígeno. La hembra construye unos túneles desusadamente amplios en el nido donde cría, que se mantienen ventilados por movimientos de las mareas y por una renovada actividad de la hembra. Si falta la madre, los pequeños mueren pronto por falta de oxígeno. La hembra también protege los huevos y las larvas de los intrusos y de vez en cuando va a buscar las algas que sirven de alimento (Bro Larsen, 1952).

Las colonias de termes, que están entre las sociedades más elaboradas y florecientes, parecen tener una peculiar razón de existir. Los termes son raros entre los insectos por su capacidad de digerir la celulosa, cosa que realizan con la ayuda de microorganismos simbióticos intestinales. Además, el intercambio debe repetirse cada vez que el termes muda su tegumento interno para crecer, ya que los microorganismos son expulsados junto con la extensión de tegumento interno que bordea la parte posterior del tubo digestivo. Es muy probable que el comportamiento social del termes recibiera su primer impulso a partir de esta alianza peculiar, que a su vez habría evolucionado como parte de una especialización en la dieta. El gran éxito ecológico de los termes se debe a una combinación de su especial habilidad para nutrirse de celulosa y de la organización social que permite dominar los leños, los desperdicios vegetales y otras partes del ambiente ricas en celulosa.

Eficacia reproductora incrementada

Los enjambres reproductores, que constituyen los fenómenos visuales más espectaculares del mundo de los insectos, están formados por diversas especies pertenecientes a grupos tales como efímeras, cigarras, neurópteros coniopterígidos, mosquitos y otros nematóceros, avispas bracónidas, termes y hormigas. Normalmente solo se producen durante cortos períodos de tiempo, a ciertas horas del día o de la noche. Su función primaria es reunir los sexos para cortejo y apareo (Kessel, 1955; Downes, 1958; Alexander y Moore, 1962; Chiang y Stenroos, 1963; Nielsen, 1964). Los termes y algunas hormigas llenan el aire de nubes difusas de individuos que se aparean ya sea en vuelo o después de llegar al suelo. Los nematóceros y algunas especies de hormigas típicamente se reúnen en concentraciones masivas y en puntos elevados sobre el terreno, tales como un árbol, un arbusto o un montículo de arena. Es plausible (pero no está demostrado) que estas enjambrazones sean más ventajosas para los miembros de especies raras y para aquellos que pueblan ambientes donde el tiempo óptimo de apareo no es predecible. Las hormigas reina recientemente apareadas y las parejas de termes reales, por ejemplo, necesitan una arena suave y húmeda donde excavar su primer nido y criar la primera generación de obreras. En climas más secos, las enjambrazones nupciales se producen normalmente a continuación de lluvias intensas que interrumpen un largo período de sequía. Una segunda función potencial de los enjambres es la de promover cruzamientos con individuos de otra procedencia. Si los individuos maduros de especies escasas inician la actividad sexual inmediatamente después de emerger, o como respuesta a sucesos microclimáticos muy locales, en lugar de recorrer largas distancias para unirse a los enjambres, la cantidad de endogamia será mucho mayor. Una tercera función reproductora de las enjambrazones de este tipo, originalmente sugerida por Downes, es la de proporcionar un mecanismo aislante antes del apareamiento. La gran especifidad de la cita en el tiempo y el espacio reduce la posibilidad de que los adultos de distintas especies se mezclen e hibridicen.

Immelmann (1966) formuló la hipótesis de que los requerimientos reproductivos especiales son una de las fuerzas motrices que guían a las golondrinas madereras australianas (*Artamus*) a una avanzada vida social. Estas aves del desierto se alimentan, se lavan, crían y anidan en grupos estrechamente comunales. También se cuidan y alimentan entre sí, atacando a los depredadores en masa. Quizás el rasgo preponderante de su ambiente sea una gran incertidumbre. Las lluvias se producen en el gran Desierto Central a intervalos muy irregulares, causando la aparición de las poblaciones de insectos que necesitan para sacar adelante a sus crías. Viviendo en estrecha

asociación, las golondrinas pueden estimularse entre sí y sincronizar el desarrollo de las gónadas, así como el comportamiento sexual, con una demora mínima.

La dificultad en el argumento de Immelmann es que puede erigirse otra hipótesis igualmente plausible. Así, las golondrinas madereras también podrían beneficiarse de su mejor postura defensiva y de su mayor eficacia, para la localización de alimento. Quizás intervengan múltiples funciones. Esta posibilidad quedó impresa en mí mientras estudiaba el comportamiento de apareo de las pequeñas hormigas *Brachymyrmex obscurior* en los Cayos de Florida. Los machos alados dejan los nidos al final de la tarde para revolotear en enjambres a campo abierto. Las hembras vuelan dentro de los enjambres y en cuestión de segundos cada una de ellas se ve unida a un macho. El proceso es rápido y eficiente. Indudablemente mejora la exogamia en una población de insectos que de otra forma, en virtud de la organización de las hormigas en unidades sociales cerradas, dificultaría la libre transmisión de genes. Pero el sistema de vuelo nupcial también es efectivo en los depredadores antagónicos. Después de que se desarrollaran los enjambres de *Brachymyrmex*, numerosas chotacabras *(Chordeiles minor)* aparecían invariablemente en escena y empezaban a devorar a las hormigas voladoras. Estos depredadores fueron desesperadamente saturados. Sólo fueron capaces de capturar una fracción despreciable de insectos en el corto intervalo que va desde el inicio del enjambre y el momento en que las reinas fecundadas volvían al suelo poniéndose a salvo.

Para hallar un ejemplo claro de la eficacia reproductora como causa última de la sociabilidad, debemos considerar un tipo de organismo radicalmente distinto; los mohos unicelulares del cieno (Bonner, 1967). Cuando el tiempo es favorable, estos organismos existen en forma de células ameboides que pululan por las capas de agua dulce, fagocitando bacterias y reproduciéndose por división simple. Usando cultivos de laboratorio, E. G. Horn (1971) vio que cada especie de dos géneros representativos, *Dictyostelium* y *Polysphodylium*, está especializada en alimentarse de ciertos tipos de bacterias y puede excluir a otras especies cuando compite por sus líneas favoritas en aislamiento. Así pues, hay una recompensa para la tasa en que las amebas pueden alimentarse y reproducirse. Podemos inferir que la ventaja favorece la condición solitaria en cada ameba, pues los organismos unicelulares pueden crecer y reproducirse más rápidamente con una dieta de bacterias de lo que lo harían sus equivalentes pluricelulares. Otras veces, presumiblemente cuando el ambiente se deteriora, las amebas se agregan en una masa con forma de lingote denominadas seudoplasmodios. Esta sociedad de reciente formación (¿o realmente se trata de un organismo?) viaja durante cierto tiempo. Luego las células se diferencian, construyendo un tallo al final del cual existe un cuerpo dilatado que contiene miles de pequeñas esporas. Las esporas se liberan diseminándose por el aire. Si una de ellas cae en suelo húmedo, germina y se origina una nueva ameba que inicia el mismo ciclo. Las funciones del tallo y del esporangio, productos finales de la fase colonial del ciclo vital, son la reproducción y la diseminación. De hecho, la totalidad de esta estructura y por tanto su gran sociabilidad, parecen diseñadas para dispersar las esporas. Notablemente convergentes ciclos vitales han evolucionado en los mohos plasmodiales del cieno o mixomicetes y en las mixobacterias procariotas, que están filogenéticamente muy apartadas.

Sobrevivencia incrementada en el nacimiento

Las especies animales en evolución se enfrentan a dos amplias opciones en el diseño del proceso de nacimiento. En primer lugar, pueden invertir tiempo después de la formación de zigotos incubando los huevos, alumbrando vivos a los jóvenes o asistiendo a los embriones a lo largo del proceso de nacimiento. Si falla uno de estos procedimientos relativamente conectados, pueden depositar los huevos y aventurarse a que los jóvenes salgan del cascarón y sobrevivan. En ambas alternativas, el mayor riesgo proviene de los depredadores. Vemos que los animales que adoptan la segunda opción, los simples ovipositores, también y generalmente realizan un esfuerzo para ocultar los huevos. Las técnicas incluyen el enterramiento de los mismos en la profundidad del suelo, insertarlos en grietas, colocarlos en lugares especialmente construidos e incrustarlos con secreciones que los endurecen con una segunda cáscara. Los procedimientos aumentan la sobrevivencia de los embriones pero dificultan al joven el alcance del mundo exterior. Hay al menos dos ejemplos registrados en que el comportamiento de grupo por parte de los jóvenes recién nacidos incrementa la sobrevivencia de los individuos.

Las hembras de tortuga verde *(Chelonia mydas)* viajan cada segundo o tercer año a la playa donde nacieron para depositar entre 500 y 1000 huevos. Las puestas se realizan en número de unos cien y a intervalos. Cada puesta se deposita en un agujero hondo y en forma de frasco, excavado por la madre, quien luego lo rellena de arena. Al vigilar este proceso, Archie Carr y sus colaboradores obtuvieron la impresión de que hace falta un esfuerzo masivo por parte de los pequeños para escapar del nido. Hicieron experimentos desenterrando puestas y volviendo a enterrar los huevos en lotes de 1 a 10. De los 22 enterrados en solitario, sólo 6 (27 %) de los pequeños llegaron a la superficie. Estaban muy poco motivados o pobremente orientados para llegar al mar. En grupos de dos, las pequeñas tortugas emergieron en una proporción espectacularmente elevada (84 %) y se dirigieron hacia el agua de forma normal. Los grupos de 4 o más consiguieron virtualmente una emergencia perfecta. Observaciones del proceso mediante un nido bordeado de cristales revelaron que la emergencia depende de una actividad de grupo. Cada salida del cascarón aumenta el espacio útil, ya que las jóvenes tortugas y las cáscaras necesitan menos espacio entre ellas que los huevos no eclosionados. La excavación entonces discurre según una necia división del trabajo. Las crías de arriba escarban hacia el techo, mientras que las de los costados perforan las

paredes y las del extremo compactan la arena que cae desde arriba. Gradualmente, todo el conjunto de individuos se mueve hacia la superficie.

Una vez en la superficie de la playa, las pequeñas tortugas se estimulan mutuamente en el camino hacia el agua. Los grupos tienden a detenerse a intervalos frecuentes, aumentando el riesgo de deshidratación y depredación. Pero los compañeros de nido que vienen empujando desde atrás los obligan a moverse con premura. Además, los individuos descarriados tienden a tomar otra dirección para reunirse con el grupo y en ocasiones alcanzan el mar en un tiempo medio inferior (Carr y Ogren, 1960; Carr y Hirth, 1961). Hendrickson (1958) también ha especulado que el calor metabólico de la masa de huevos acelera el desarrollo de los embriones de tortuga y aumenta sus probabilidades de llegar a buen fin. Carr y Hirth observaron un aumento de 2,3 °C en sus nidos, pero la mejora de los embriones y del vigor en la eclosión no pueden demostrarse a partir de sus datos.

El equivalente invertebrado de lo anterior es el himenóptero australiano *Perga affinis* (Carne, 1966). Los huevos de esta especie son depositados en vainas en el tejido de las hojas. Cuando emergen las larvas, deben romper el tejido foliar circundante para poder escapar y sobrevivir. Normalmente, sólo una de cada dos larvas de la vaina tiene éxito y sale al exterior, siendo seguidas a partir de los orificios de salida por sus hermanos y hermanas. Pasa con frecuencia que ningún individuo de la progenie de una vaina pequeña consigue escapar, en cuyo caso todos perecen. En una muestra grande de hojas infestadas estudiada por Carne, la mortalidad de las vainas conteniendo menos de 10 huevos fue del 66 %; en las que contenían más de 30, sólo fue del 43 %. Las larvas de *Perga* permanecen juntas cuando abandonan el árbol huésped para pupar. Entonces deben excavar en el suelo. Ya que su morfología está pobremente adaptada para ello, muchas no son capaces de penetrar la costra y se enfrentan a la muerte por desecación a no ser que puedan usar el orificio de una larva que haya tenido éxito. En las grandes agregaciones, al menos una larva conseguirá su objetivo, con lo que las otras también serán capaces de pupar. Pero en los grupos pequeños, el fracaso total y la mortalidad general es lo más común.

Estabilidad poblacional mejorada

Bajo una gran diversidad de circunstancias especiales, el comportamiento social incrementa la estabilidad de las poblaciones. Específicamente, actúa como un neutralizador o amortiguador de las tensiones procedentes del medio, retarda la disminución de la población o controla un excesivo incremento de la población. El resultado primario es amortiguar la amplitud de la fluctuación del número de la población alrededor de un nivel consistente y predecible. El resultado secundario de tal regulación es que, en un período fijo de tiempo, la población tiene una menor probabilidad de extinción que otra población comparable que carezca de regulación. En otras palabras, la población regulada persiste por más tiempo. ¿Beneficia una mayor sobrevivencia de la población a un individuo perteneciente a ella, cuya duración vital puede ser mucho menor que la de la población? ¿O la regulación se ha originado solamente por selección a nivel de población, sin referencias a la adecuación individual? La tercera posibilidad es que la estabilidad poblacional sea un epifenómeno, o sea, un subproducto accidental de la selección individual, sin valor adaptativo en sí misma.

Esta explicación alternativa de la relación entre organización social y regulación poblacional será explorada con algún detalle en los capítulos 4 y 5. Por el momento basta tener en cuenta lo que es la relación. Los territorios son áreas controladas por animales que excluyen a los foráneos. Los miembros de una población que no pueden obtener un territorio, vagan en solitario o en grupos por los hábitats más indeseables y sufriendo en consecuencia una tasa de mortalidad relativamente alta. Constituyen un exceso que se desangra con rapidez. Ya que el número de posibles territorios es relativamente constante de año a año, la población permanece, en consecuencia, estable.

La estructura de las castas reproductoras en los insectos sociales proporciona un medio adicional de regulación poblacional. La talla efectiva de la población en un efectivo sentido genético es el número de reinas fértiles mas, en el caso de los termes, los machos consortes. Las obreras pueden considerarse como extensiones de estos individuos. Una vez un hábitat es poblado por colonias maduras de insectos sociales, el número total de obreras puede variar radicalmente sin que se altere el número de colonias, y por tanto, sin alterar el tamaño efectivo de la población. La razón es que puede darse una reducción en el número de individuos (obreras), aunque sea drástica, para disminuir el tamaño de las colonias sin alterar su número. Así pues, la reducción no pone en peligro la existencia de la población; incluso puede no alterar su distribución en el área. Cuando las condiciones mejoran, las colonias sirven de núcleos para la rápida restauración de la población de obreras. Esta inferencia se ve sostenida por los datos de Pickles (1940), quien durante un período de cuatro años realizó cuidadosos registros tanto de las poblaciones nidales como de las biomasas de especies de hormigas en un helechal del norte de Inglaterra. El número de los nidos de tres especies aumentó gradualmente según un factor de dos, mientras que el número de obreras fluctuó en un grado mucho mayor. El ejemplo más interesante fue el de *Formica fusca*. En 1939, el número de obreras de esta especie descendió considerablemente, pero el número de nidos va actualmente en aumento, por lo que las posibilidades de que la especie desaparezca del área estudiada siguen siendo muy remotas.

Modificación del ambiente

La manipulación del ambiente físico es la adaptación última. Si hubiera algún camino hacia la perfección, el control ambiental aseguraría una indefinida sobrevivencia de la especie, pues la estructura genética podría, en última instancia, ser conducida con precisión hacia condiciones favorables y liberada de

las caprichosas emergencias que ponen en peligro su sobrevivencia. Ninguna especie se ha aproximado a un completo control, ni siquiera el hombre. A menor escala, todas las adaptaciones modifican el ambiente de forma favorable para el individuo. Las adaptaciones individuales, en virtud de su gran poder de sofisticación, han alcanzado el más alto grado de modificación.

A nivel primitivo, las agregaciones animales alteran su propio ambiente físico de forma desproporcionadamente superior a la de los individuos aislados, y a veces por caminos cualitativamente nuevos. Este efecto general fue documentado con detalle por G. Bohn, A. Drzewina, W. C. Allee y otros biólogos, durante los años 1920 y 1930 (Allee, 1931, 1938). Consideremos los siguientes dos ejemplos. *Planaria dorotocephala*, como la mayoría de protistos y pequeños invertebrados, es muy vulnerable a las soluciones coloidales de metales pesados. Mantenida a ciertas concentraciones marginales de plata coloidal en 10 cm^3 de agua, una sola planaria muestra indicios de degeneración de la cabeza en 10 horas. Pero lotes de 10 o más individuos mantenidos en la misma concentración y volumen sobreviven durante al menos 36 horas, sin efectos externos visibles. La resistencia superior del grupo se debe a la menor cantidad de sustancia tóxica que cada gusano debe eliminar de su inmediata vecindad para rebajar la concentración a un nivel por debajo del umbral letal. Cuando turbelarios marinos aislados de la especie *Procerodes wheatlandi* se colocan en pequeñas cantidades de agua dulce, pronto mueren y se desintegran. El efecto es debido a la superior proporción en que el calcio es emitido en grupos, ya sea por secreción procedente de los individuos sanos o por desintegración de los suficientemente infortunados como para sucumbir primero. De todas formas, el grupo es expuesto a peligrosas condiciones hipotónicas durante un menor período de tiempo.

La existencia de imperativos ambientales en la evolución del comportamiento de agregación ha sido puesta en duda por la incidencia de efectos adversos debidos al apiñamiento de las poblaciones. Además, el valor de muchos casos particulares en condiciones de laboratorio se ve comprometido por la incertidumbre de si también ocurren en la naturaleza. La resistencia de los grupos a suspensiones de plata coloidal puede ser un resultado accidental, un epifenómeno sin importancia directa para la ecología de las planarias. La restauración de los iones calcio, sin embargo, puede ser significativa para *Procerodes*, que vive en aguas estacionales, un ambiente ocasionalmente sujeto a dilución por lluvias torrenciales. De alguna forma más plausible es el papel protector hipotético de las agregaciones en el género *Oniscus* (cochinilla de la humedad). Este crustáceo isópodo que vive en el suelo y en microambientes, debe protegerse de una sequedad excesiva. Están muy atraídos los unos por los otros y muestran una marcada tendencia a apiñarse. Los experimentos han demostrado que los grupos de cochinillas pierden agua con mayor lentitud y sobreviven por más tiempo en aire seco, los individuos aislados en idénticas condiciones (Allee, 1926; Friedlander, 1965).

Evidentemente, los fenómenos de grupo deben juzgarse por sus propios méritos y referidos en la medida de lo posible al ambiente natural donde evolucionaron. En el caso de las formas más complejas de comportamiento social, la adaptatividad de la modificación ambiental puede identificarse con mayor facilidad. Las colonias de perros de cola negra de las praderas alteran drásticamente la vegetación de los hábitats donde inciden (King, 1955). La hierba es reemplazada en gran medida por acedera amarilla, hierba mora y una gran variedad de otras hierbas que pueden tolerar la actividad de los roedores. Muchas de ellas son usadas por estos animales como alimento, aunque otras varias especies de hierba son devoradas también. La vecindad inmediata de las madrigueras se cubre con montones de subsuelo, lo que favorece especialmente el crecimiento de varias plantas que los roedores comen. La flamenquilla fétida (*Boebera papposa*), la malva (*Solanum nigrum*) y varias otras, se limitan casi exclusivamente a este hábitat. La artemisa (*Artemisia frigida*) es una especie competitiva que tiende a dominar las asociaciones herbáceas. Los perros de la pradera, que no comen artemisa, la impiden florecer cortándola a ras de suelo. Evidentemente, estos roedores altamente sociales modifican el ambiente de una forma que les favorece. La relación precisa entre causa y efecto no está clara, pues podría argüirse con igual fuerza que los roedores pudieran hacer un uso semejante de la vegetación que fuera a favor, incidentalmente de sus actividades sociales. Pero el resultado es el mismo y la modificación ambiental correctamente se considera como adaptativa.

El diseño adaptativo en el control ambiental se ve más ampliamente representado en la biología de los insectos sociales superiores. La compleja arquitectura de los grandes nidos de los termes que cultivan hongos funciona como un aparato de aire acondicionado, pudiendo verse sus principios básicos en la figura 3-14.

La termorregulación en las colonias de abejas adquiere idéntica precisión, pero está basada más en las respuestas minuto a minuto del comportamiento de las obreras (Ribbands, 1953; Lindauer, 1954, 1961). Las colonias de abejas logran un importante primer paso hacia la termorregulación seleccionando un lugar para el nido, tal como un hueco en el tronco de un árbol o una colmena artificial que encierre la puesta y la mayor parte de las obreras. Estas obreras utilizan diversas gomas vegetales, colectivamente denominadas propóleos, para precintar todas las grietas y orificios, excepto una sola entrada. Este procedimiento no sólo mantiene alejados a los enemigos sino que además mantiene el calor y la humedad. Desde finales de la primavera hasta el otoño, cuando las obreras buscan alimento y las larvas han nacido y están creciendo, la temperatura interior de la colmena oscila casi siempre entre 34,5 y 35,5 °C. Dicho de otro modo, justamente por debajo de la temperatura corporal del hombre. En invierno, la temperatura de las abejas apiñadas desciende por debajo de este nivel, pero todavía se conserva bastante alta (entre 20 y 30 °C) la mayor parte del tiempo y casi nunca desciende por debajo de los 17 °C. En cierta ocasión, la temperatura de las abejas

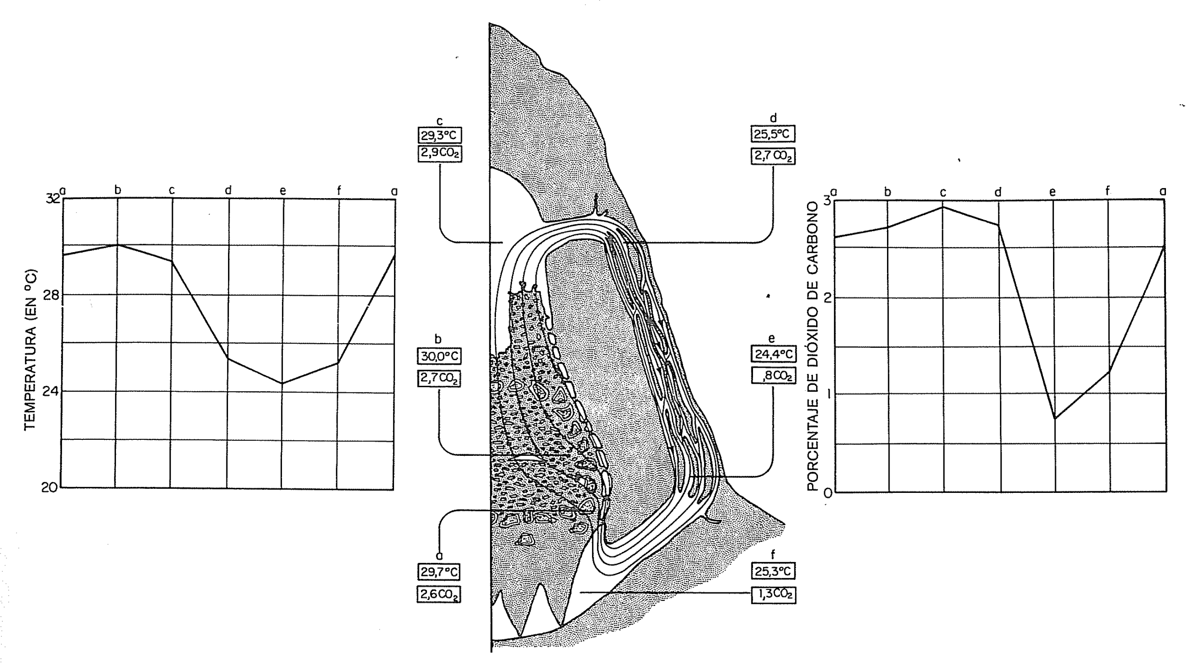


Figura 3-14

Corriente de aire y regulación microclimática en un nido del termes africano cultivador de hongos Macrotermes bellicosus. *Aquí se muestra la mitad de una sección longitudinal del nido. En cada una de las posiciones indicadas, la temperatura (en grados C) puede verse en el rectángulo superior y el porcentaje de dióxido de carbono en el inferior. A medida que el aire se calienta en la parte central del nido* (a, b) *debido al calor metabólico de la colonia del interior, asciende por convección a la gran cámara superior* (c) *y luego hacia un conjunto capilar de cámaras* (d) *próximas a la pared exterior del nido. En las cámaras externas el aire se enfría y renueva. Mientras tanto, se introduce por los pasadizos inferiores del nido situados por debajo del núcleo central* (e, f). *Los gráficos laterales muestran cómo la temperatura y el dióxido de carbono cambian durante la circulación. Estos cambios se producen por difusión de gases y radiación de calor a través de las delgadas y secas paredes. (Modificación de Lüscher, 1961. De «Air-conditioned Termite Nests», por M. Lüscher. © 1961 por Scientific American, Inc. Reservados todos los derechos.)*

adultas apiñadas era de 31 °C, mientras que la exterior a la colmena era de −28 °C, o sea, una diferencia de 59 °C. La capacidad de las abejas para soportar temperaturas elevadas es igualmente impresionante. Martin Lindauer situó una colmena en insolación intensa en un campo de lava próximo a Salerno, Italia, donde la temperatura superficial alcanzó los 70 °C. En cuanto las obreras pudieron tomar toda el agua que quisieron de una fuente próxima, fueron capaces de mantener la temperatura interna de la colmena a los deseados 35 °C.

¿Cómo pueden hacer esto las obreras de las abejas? En primer término, son capaces de generar una respetable cantidad de calor como subproducto del metabolismo. La cantidad producida varía grandemente según la edad y la actividad de las abejas, la humedad y temperatura de la colmena y la época del año. Sin embargo, bajo la mayor parte de condiciones cada obrera genera al menos 0,1 calorías por minuto a 10 °C (M. Roth, en Chauvin, 1968). Presumiblemente, una colonia de tamaño moderado que contenga 20 000 o más obreras, es capaz de producir miles de calorías por minuto.

La colonia de abejas utiliza su producción natural de calor, conjuntamente con varios e ingeniosos rasgos de comportamiento, para mantener la temperatura de la colmena en los niveles predilectos. La temperatura invernal de la colmena, como acabamos de ver, se ve menos regulada que la estival.

Los mecanismos usados en tiempo frío son, en primer lugar, la formación de agrupamientos, y en segundo, el ajuste del estrechamiento entre ellos, que se consigue a medida que la temperatura exterior decrece. Las obreras permanecen juntas y el tamaño total del ovillo disminuye. Los agrupamientos empiezan a formarse cuando la temperatura de la còlmena desciende por debajo de 18 °C. Los agrupamientos elevan la temperatura que rodea los cuerpos de las abejas hasta un nivel indeterminado. Simultáneamente, la temperatura de la colmena ha descendido hasta 13 °C y la del exterior todavía más. Las obreras han formado un grupo compacto que cubre parte de las larvas y huevos como una manta viviente. La zona externa del enjambre se compone de varias capas de abejas que reposan quietamente dirigiendo sus cabezas hacia el interior. Las que están en el interior son más activas. Se mueven sin descanso, se alimentan de las reservas de miel y de vez en cuando sacuden sus abdómenes y respiran con mayor rapidez. Medidas directas han demostrado que las abejas del centro son las que generan la mayor parte de calor, mientras que las externas sirven de capa aislante. En conjunto, evitan que la temperatura de las zonas internas del enjambre desciendan por debajo de 20 °C, incluso cuando el aire circundante dentro de la colmena se aproxima al punto de congelación.

El control térmico en la época estival es aún más sofisticado y preciso. A medida que el calor aumenta la temperatura de la colmena por encima de los 30 °C, la del aire que rodea a las obreras adultas y a las crías empieza a subir por encima del nivel predilecto de 35 °C. Primeramente, las obreras refrigeran la colmena haciendo mover sus alas para que circule el aire por las puestas y luego hacia la entrada del nido. Cuando la temperatura de la colmena sobrepasa los 34 °C, esto ya no basta. Ahora se añade la evaporación acuosa por medio de un elaborado sistema de actos comportamentales. El agua es acarreada hasta el nido por las obreras y distribuida en forma de gotas colgantes por las células de la progenie. Otras obreras regurgitan gotas dentro de sus bocas y luego, sacándolas, esparcen el agua en finas capas de fácil evaporación. Otras obreras agitan sus alas para dirigir el aire húmedo fuera del contacto de la puesta y del nido.

El control de la temperatura y de la humedad es un fenómeno general en todos los grupos principales de los insectos sociales, incluidos los termes, hormigas, abejas y avispas, estando más avanzados en aquellas especies de mayores colonias. Los diversos mecanismos han sido recientemente revisados por Wilson (1971a).

REVERSIBILIDAD DE LA EVOLUCIÓN SOCIAL

Dos amplias generalizaciones han empezado a emerger, reforzadas en capítulos siguientes: la dependencia última de un caso particular en la evolución social de uno o relativamente pocos factores ambientales idiosincrásicos; y la existencia de factores antisociales que también se producen de forma limitada e impredecible. Si las presiones antisociales prevalecen después de que se haya iniciado la evolución social, teóricamente es posible para las especies sociales el reintegrarse a un estado social inferior e incluso a una condición solitaria. Al menos dos de tales casos han sido sugeridos. Michener (1964b, 1965) observó que abejas allodapinas del género *Exoneurella* no son completamente sociales, ya que las hembras se dispersan antes de que se les unan sus hijas. Esta condición parece haber derivado de la conducta todavía mostrada por el género muy relacionado *Exoneura*, en el que la madre e hijas permanecen asociadas. Michener (1969) también notó que lo inverso podía haber sucedido en las especies primitivamente sociales de las abejas halictinas. La fuerza más probablemente selectiva, deducida de los estudios de campo con halictinas, es la relajación de la presión por parte de parásitos nidales tales como las avispas mutílidas. El segundo caso pertenece a los vertebrados. En los tejedores ploceínos, al igual que en la mayor parte de paseriformes, la especie que anida en los bosques y se alimenta primordialmente de insectos, es de hábitos solitarios o como máximo territorial. De acuerdo con Crook (1964), esta especie ha evolucionado a partir de otros ploceínos que viven en sabanas, comen semillas y, como muchos otros grupos de paseriformes similarmente especializadas, anidan en grupos coloniales, en ocasiones muy numerosos.

Capítulo 4

Principios relevantes en Biología de poblaciones

En 1886, August Weismann expresó metafóricamente el dogma central de la Biología evolutiva:

> Es cierto que este campo no es desconocido por completo, y si no me equivoco, Darwin, que en nuestros días ha sido el primero en revivir la por largo tiempo dormida teoría de la descendencia, ha proporcionado ya un boceto que podrá muy bien servir como base para completar un mapa de este terreno; aunque quizás muchos detalles se añadirán y otros serán eliminados. En los principios de la selección natural, Darwin ha señalado el camino a seguir por esta tierra desconocida.

La Sociobiología puede que sea considerada por la Historia como la última de las disciplinas que han quedado en la «tierra ignota», más allá de la ruta trazada por Darwin en su *Origen de las especies*. En los tres capítulos primeros de este libro hemos revisado las materias primas y la forma de razonar en Sociobiología. Vamos a proceder ahora con un análisis a nivel más profundo basado a la postre en el principio de la selección natural. La meta es una estequiometría de la evolución social. Cuando se haya perfeccionado, la estequiometría consistirá en un conjunto enlazado de modelos que permitan la predicación cuantitativa de las cualidades de la organización social, como tamaño del grupo, composición en edades y mediciones del tiempo, a partir del conocimiento de las fuerzas motrices de la evolución social discutidas en el capítulo 3.

Para anticipar la forma que debe tomar probablemente este avance, será útil revisar sucintamente la reciente historia de la restante Biología evolutiva. En los años veinte nació el neodarwinismo como síntesis de la teoría darwiniana de la selección natural y la nueva Genética de poblaciones. Simultáneamente, Alfred Lotka, Vito Volterra y otros fueron creando los fundamentos de la Ecología de poblaciones matemática. Cuando la publicación de Ronald Fisher *The Genetical Theory of Natural Selection* (1930), la de Sewall Wright *Evolution in Mendelian Populations* (1931) y la de J. B. S. Haldane *The Causes of Evolution* (1932) cerraron esta década pionera, un respetable número de ideas nuevas habían surgido y que constituyeron un armazón extensivo aunque no probado sobre el que podría haberse construido una ciencia madura. Pero la Biología evolutiva no podía proceder, y no lo hizo, de una forma tan directa. Fue necesario para la ciencia pasar primero por un período de aproximadamente 30 años de consolidación de la información, innovación de la investigación empírica y lento progreso. Estos logros son a veces designados como la síntesis moderna o más elevadamente, «la moderna teoría sintética de la Evolución». Actualmente, muy poca teoría se creó en sentido estricto entre los treinta y los sesenta que superara a la ya existente en los veinte. Lo que de veras sucedió es que la mayor parte de diversas ramas de la Biología evolutiva, como Sistemática, Morfología comparada, Fisiología comparada, Paleontología, Citogenética y Etología, para ser exactos, fueron formuladas de nuevo en el *lenguaje* de la temprana Genética de poblaciones. El mayor logro de este período fue la elucidación, a partir de una excelente investigación empírica, de la naturaleza de la variación genética dentro de las espe-

cies y de los medios por los cuales se multiplican. Otros tópicos fueron clarificados y extendidos, pero hasta cierto punto, la aparentemente nueva comprensión de la síntesis moderna fue una falsa iluminación creada por el uso demasiado fácil del léxico genético: «adecuación», «deriva genética», «migración génica», «presión de mutación», etc. Muchos problèmas parecieron estar resueltos invocando estos conceptos y muy pocos lo estuvieron de veras. Luego siguió un inevitable estancamiento. La confianza fue depositada de forma creciente en unos pocos tratados de cada uno de los campos respectivos que contenían, con la apropiada transmutación, el mágico lenguaje genético. Sucedió pues que una generación casi entera de jóvenes evolucionistas (los que maduraron entre 1945 y 60) se apartaron de la teoría central. No habiendo comprendido nunca la auténtica relación entre teoría y empirismo, desearon someter el avance de la ciencia a la autoridad, más que hacerla avanzar alterando la teoría central. En la nueva fase de la Biología evolutiva, que data de 1960, los evolucionistas están intentando dar a luz una teoría que pueda predecir los sucesos biológicos particulares en el tiempo ecológico y evolutivo. Esta gran tarea requiere unos cambios tan profundos de actitud y métodos de trabajo que puede denominarse correctamente como post-darwinismo. Su éxito final no puede predecirse, pero el futuro de la Sociobiología estará muy relacionado con él. Si el lector puede admitir provisionalmente esta profecía, estaremos en condiciones de iniciar una breve revisión de la Biología de poblaciones teórica, arreglada y ejemplarizada de forma que tenga aplicación en Sociobiología. Esta sinopsis implica unos conocimientos de teoría evolutiva elemental y de Genética al nivel normal de los primeros cursos de Biología. También precisa familiaridad con las matemáticas en cuanto a teoría de probabilidades y cálculo.

MICROEVOLUCIÓN

El proceso de la reproducción sexual crea nuevos genotipos en cada generación pero no causa evolución en sí mismo. Precisando más, crea nuevas combinaciones de genes pero no cambia las frecuencias génicas. Si, en el caso más simple posible, las frecuencias de dos alelos a_1 y a_2 en el mismo locus son p y q, respectivamente, y se dan en una población mendeliana dentro de la cual el cruzamiento sexual se produce al azar, entonces $p + q = 1$ por definición, mientras que las frecuencias de los genotipos diploides pueden escribirse binomialmente de la forma

$$(p+q)^2 = 1$$
$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

donde p^2 es la frecuencia de los individuos homozigóticos a_1a_1, $2pq$ la de los heterozigóticos a_1a_2 y q^2 la de los homozigóticos a_2a_2. El mismo resultado, normalmente conocido como *Ley de Hardy-Weinberg,* puede obtenerse de forma intuitivamente más clara dándose cuenta que, donde el cruzamiento es al azar, la posibilidad de obtener un individuo a_1a_1 es el producto de las frecuencias del esperma a_1 y del huevo a_1, o sea, $p \times p = p^2$. Del mismo modo, los individuos a_2a_2 deben incidir con una frecuencia $q \times q = q^2$; los heterozigotos se generan a partir de p espermatozoides y q óvulos (que dan a_1a_2 individuos) más q espermatozoides y p óvulos (dando a_2a_1 individuos), con un total de $2pq$. Este resultado se mantiene generación tras generación. Así pues, la reproducción sexual permite a los individuos producir descendencia con diversos genotipos, todos similares pero distintos entre sí. El proceso no altera las frecuencias de los genes; no comporta evolución.

La microevolución, que es evolución en su forma más ligera y elemental, consiste en cambios de las frecuencias génicas. A partir de experimentos y estudios de campo, la microevolución se sabe que es causada por uno o la combinación de los cinco agentes siguientes: presión de mutación, distorsión de la segregación (vigor meiótico), deriva genética, flujo génico y selección. Cada uno de ellos se describe sucintamente a continuación.

1. *Presión de mutación.* Aumento del alelo a_1 a expensas del a_2 debido al hecho de que el a_2 muta al a_1 a una tasa superior de lo que el a_1 lo hace al a_2. Y a que las tasas de mutación son en su mayoría de 10^{-4}/organismo (o célula)/generación o menos, la presión por este concepto no es probable que compita con otras fuerzas evolutivas, las cuales y comúnmente alteran las frecuencias génicas con unas tasas muy superiores.

2. *Distorsión de la segregación.* Representación desigual de a_1 y a_2 en la producción inicial de gametos por parte de los individuos heterozigóticos. La distorsión de la segregación, conocida también con el nombre de impulso meiótico, puede deberse a efectos mecánicos en la división celular de la gametogénesis, en la que un alelo u otro se ve favorecido en la producción de gametos totalmente formados. Este proceso, sin embargo, es difícil de distinguir de la selección gamética, una forma auténtica de selección natural debida a la mortalidad diferencial de las células durante el período que va desde la reducción meiótica hasta la formación del zigoto. Las verdaderas distorsiones de la segregación parecen ser lo bastante raras como para considerarse de importancia menor.

3. *Deriva genética.* Alteración de las frecuencias génicas a partir de errores de muestreo. Para obtener una comprensión intuitiva inmediata de lo que esto significa, consideremos el siguiente experimento de teoría de probabilidades. Supongamos que se nos pidiera una muestra al azar de 10 bolsas procedentes de una bolsa que contuviese exactamente la mitad de bolas negras y la otra mitad blancas. A pesar de la proporción 1:1 en la bolsa, no podríamos esperar extraer 5 blancas y 5 negras cada vez. De hecho, lo que esperaríamos a partir de una distribución binomial de probabilidades es que las posibilidades de obtener una proporción perfecta sólo es

$$\frac{10!}{5!5!}\left(\frac{1}{2}\right)^{10} = 0{,}246$$

Sin embargo, existe una pequeña probabilidad de $2(\frac{1}{2})^{10}=0{,}002$ de obtener una muestra en la que sean todas blancas o negras. Este experimento es análogo al de obtener muestras en una pequeña población de organismos que se reproducen sexualmente. En un sistema mendeliano de 2 alelos, una población estable de N individuos parentales produce un gran número de gametos cuyas frecuencias alélicas reflejan fielmente las de los padres; este sustrato gamético es comparable a la bolsa de bolas. A partir de él, aproximadamente $2N$ gametos son extraídos para formar la siguiente generación de N individuos. Si $2N$ es lo bastante pequeño y el muestreo no se desvía a causa de otras fuerzas tales como selección, las proporciones de alelos a_1 y a_2 (comparables a las bolitas blancas y negras) pueden variar considerablemente de una generación a otra efectuando un muestreo de solo el error. En teoría, tres circunstancias han aparecido en las cuales la deriva genética puede jugar un papel efectivo en la evolución de pequeñas poblaciones, incluyendo los grupos sociales cerrados. En la *deriva continua*, la población sigue presentando un tamaño pequeño y el error de muestreo es efectivo en cada generación. En la *deriva intermitente*, la población sólo se ve reducida ocasionalmente a un tamaño lo bastante pequeño como para que pueda actuar la deriva. La reducción puede ser efectiva de una o dos formas: *a)* si la mortalidad es aleatoria en el momento de la reducción, la muestra de supervivientes puede presentar una composición genética distinta debido sólo a la probabilidad (efecto del «cuello de botella»); *b)* si la población sigue siendo pequeña al menos durante dos o más generaciones, se inicia el proceso de deriva continua. El tercer proceso que contribuye a la deriva es el *efecto de fundación:* las nuevas poblaciones se inician a menudo con un pequeño número de individuos que portan sólo una fracción de la variabilidad genética de la población parental y que por tanto, difieren de ella. Si actúa la suerte en la decisión de los genotipos que se incluyen entre los individuos fundadores (y la suerte casi siempre juega un papel), las nuevas poblaciones tenderán a diferir de la parental y entre sí. El efecto de fundación o principio fundador, como también ha sido calificado, tiene una importancia potencial en el origen de las especies (Mayr, 1970).

Consideraremos ahora la forma en que el efecto de la deriva genética puede estimarse. Nos interesa la extensión del cambio, Δq, en una generación y en la frecuencia de algún alelo, a, debido sólo al azar. (El alelo opuesto se designará por A). Ya que aquí está implicado un proceso estadístico antes que uno determinista, hace falta calcular la distribución de Δq en gran número de poblaciones del mismo tamaño. Si la distribución es realmente aleatoria, la *media* de Δq entre poblaciones será cero, pues la suma de todos los Δq en sentido positivo (ganancia de frecuencia génica) es igual, en valor absoluto, a la suma de todos los Δq en sentido negativo (pérdida de frecuencia génica). Cada población posee un Δq. Cuando la suma de los Δq para todas las poblaciones, unos negativos y otros positivos a partes iguales, el resultado es cero. Lo que interesa pues es la dispersión de Δq entre todas las poblaciones, medida a partir de la varianza. La distribución de q es binomial. La varianza de una muestra binomial sobre la media q es pq/N, donde N es el tamaño de la muestra. En el caso de una población mendeliana, hay N organismos formados a partir de $2N$ gametos. El último papel corresponde al tamaño de la muestra, pues se trata de $2N$ alelos con una probabilidad p de A y q de a. Entonces

$$\text{Varianza de } \Delta q \text{ en una generación} = \frac{pq}{2N}$$

y

$$\text{Desviación estándar de } \Delta q \text{ en una generación} = \sigma_{\Delta q} = \sqrt{\frac{pq}{2N}}$$

Por el teorema del límite central de la probabilidad, a medida que aumente N, Δq se distribuye normalmente con una media nula y una desviación estándar de $\sigma_{\Delta q}$. Refiriéndonos a las tablas de distribución normal, hallamos que los dos tercios de Δq son inferiores en magnitud que $\sigma_{\Delta q}$, y sólo alrededor de uno entre varios cientos de juicios será superior a $3\sigma_{\Delta q}$. Démonos cuenta que estos valores son los *máximos* que puede esperarse sean debidos a la deriva genética, pues están calculados a partir de un modelo en el cual no operan otros factores evolutivos. En poblaciones reales, estos otros factores son usualmente, si no invariables, importantes, disminuyendo los efectos de la deriva genética proporcionalmente a su intensidad. El modelo, de cualquier forma, nos da una estimación del límite superior de la evolución por deriva genética.

Debería estar claro ahora porqué la deriva genética es un término apropiado para el proceso de cambio aleatorio de las frecuencias génicas. La evolución por este medio en cualquier población dada no tiene una dirección predecible; si se la deja continuar durante varias generaciones, la frecuencia génica parecería derivar sin aproximarse a ningún valor en particular. Los cambios de una generación a la siguiente siguen lo que se denomina un *camino aleatorio* en la teoría de probabilidades. El hecho último de cualquier alelo dado es que se pierde ($q = 0$) o se fija ($q = 1$), como puede verse en la figura 4-1.

El resultado más importante de la deriva genética es la pérdida de heterozigosis en las poblaciones. Sewall Wright ha deducido el siguiente teorema: en ausencia de cualquier otra fuerza evolutiva (selección, mutación, migración, deriva meiótica), tanto la fijación como la pérdida observan una tasa de alrededor de $1/(4N)$ por locus y por generación. Esta función es útil pues establece la magnitud de las tasas de fijación y pérdida. El tiempo de fijación o extinción de cualquier alelo dado es, por término medio, de $4N$ generaciones.

¿Qué son poblaciones «grandes» y «pequeñas» con referencia al potencial de fluctuación aleatoria? Utilizando las ecuaciones ya dadas, podemos desarrollar una idea intuitiva preliminar.

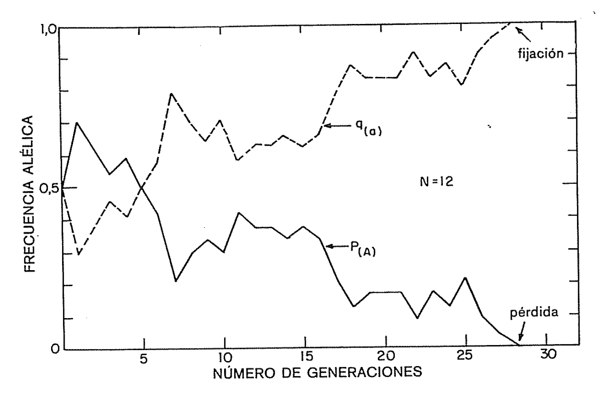


Figura 4-1
Deriva genética continua simulada con la ayuda de una computadora, que conduce a la fijación del alelo a_1 *y pérdida del* a_2 *en la población compuesta por sólo 12 individuos. En general, cuanto menor sea la población, más rápida será la deriva hacia estos puntos extremos. (De Wilson y Bossert, 1971.)*

a) *Pequeñas.* Si N es del orden de 10 ó 100, los alelos pueden perderse según una tasa de alrededor del 0,1 ó 0,01 por locus y por generación. $\sigma_{\Delta q}$ también puede ser de 0,1 ó más de pq. Claramente, la deriva genética es un factor de potencial significancia en las poblaciones de este tamaño.

b) *Intermedias.* Si N es del orden de 10 000, los alelos pueden perderse como máximo en una proporción de 10^{-4}/generación; $\sigma_{\Delta q}$ puede ser tan elevado como 0,01 de pq. Si se deja operar con libertad, la deriva puede forzar la microevolución sólo hasta un grado moderado.

c) *Grandes.* Cuando N es de 100 000 o superior, la máxima pérdida génica potencial es despreciable, mientras que $\sigma_{\Delta q}$ sólo es ahora de alrededor del 0,001 de pq. Una muy ligera desviación de muestreo debida a otros agentes evolutivos anulará prácticamente estos modestos efectos.

En resumen, no esperaríamos que la deriva genética fuera un factor importante en la evolución actual de especies dominantes tales como los gorriones ingleses y las gaviotas, pero es concebiblemente crítica para las grullas gritadoras (población de 1970: aproximadamente 57) y los pájaros carpinteros de pico de marfil de América del Norte (población de 1970: menos de 20, si es que había alguno). En el pasado sucedió que cuando la población de una especie o subespecie en extinción, como el bisonte europeo y las gallinas silvestres de América del Norte, descendían hasta unos pocos cientos o decenas de individuos, se producía un aparente descenso de la viabilidad y la fertilidad que aceleraba la extinción. El efecto ha sido atribuido a un aumento de genes deletéreos a través de la «endogamia», o sea, deriva genética. Las tasas de extinción de las especies animales y vegetales endémicas en islas pequeñas son superiores que las de especies próximas en grandes masas continentales. Este efecto de «trampa evolutiva» se ha atribuido en parte a la deriva genética, pero otros rasgos comunes a las endemias insulares, a saber, pequeño tamaño de la población y gran tendencia a la especialización, pueden ser más importantes.

La endogamia debida a apareos consanguíneos tiene el efecto de reducir el tamaño efectivo de la población y por tanto, de inducir la deriva genética. Recíprocamente, la deriva genética causada por una población de tamaño absoluto pequeño aumenta la incidencia de endogamia, en caso de que midamos ésta como la probabilidad de que dos alelos combinados en un organismo diploide sean idénticos por descendencia común. Así pues, deriva genética, consanguinidad y endogamia son procesos unidos. Debido a su importancia en la evolución social, merecen una especial atención más adelante, en este mismo capítulo.

4. *Flujo de genes.* Además de la selección, la forma más rápida en que pueden alterarse las frecuencias génicas es por corriente génica: inmigración de grupos de individuos genéticamente distintos en la población. Supongamos que una población (que designaremos por α), conteniendo una frecuencia q_α de cierto alelo, recibe una fracción m de sus individuos en la próxima generación de una segunda población (β), con una frecuencia q_β del mismo alelo. La frecuencia del alelo en la población α puede esperarse que cambie a un nuevo valor que sea la frecuencia del alelo en una parte no inmigrante de la población (q_α) veces la proporción de individuos que no son inmigrantes ($1 - m$), más la frecuencia del mismo alelo entre los inmigrantes (q_β) veces la proporción de individuos de la población original que son inmigrantes (m). La frecuencia alterada (q'_α) es pues

$$q'_\alpha = (1 - m)q_\alpha + mq_\beta$$

y el cambio en una generación es

$$\Delta q = q'_\alpha - q_\alpha = -m(q_\alpha - q_\beta)$$

Insertando unas pocas semejanzas, imaginarias pero plausibles, para $q_\alpha - q_\beta$ y m, y viendo el resultado de Δq, puede observarse que sólo una pequeña diferencia en las frecuencias génicas (de la magnitud que a menudo separa poblaciones semiaisladas y grupos sociales), conjuntamente con una moderada inmigración de individuos, son precisas para producir un cambio significativo. Pueden distinguirse dos categorías de flujo de genes: corriente intraespecífica entre poblaciones geográficamente separadas o sociedades de la misma especie y la hibridación interespecífica. La primera se da casi universalmente en aquellas especies animales y vegetales que se reproducen sexualmente, siendo una determinante principal de los modelos de variación geográfica. La hibridación inter-

específica se produce durante la rotura de las barreras que normalmente aíslan a las especies. De ordinario es temporal, o al menos se elimina rápidamente en condiciones naturales. Aunque es mucho menos común que el flujo de genes dentro de las especies, su efecto por generación es superior debido al gran número de diferencias génicas que normalmente separan a las especies.

5. *Selección.* La selección, ya sea artificial como la practicada deliberadamente en las poblaciones por el hombre, ya sea natural, como la que se da por todas partes y más allá de la intervención consciente del hombre, es con mucho la fuerza más importante de la Evolución y la única que reúne y mantiene juntos particulares grupos de genes a través de largos períodos de tiempo. La selección se define simplemente como el cambio de frecuencias relativas genotípicas debido a diferencias en la capacidad de sus fenotipos para obtener representación en la generación siguiente. En condiciones naturales, la variación de la competencia puede arrancar de diversas causas: capacidades distintas en la competición directa con otros genotipos; distinta supervivencia bajo las embestidas de parásitos, depredadores y cambios en el ambiente físico; competencia reproductiva variable; capacidad variable para penetrar en nuevos hábitats, etc. La producción de una variante superior en alguna o en todas estas categorías representa *adaptación*. Los rasgos de la adaptación, conjuntamente con la estabilidad genética en ambientes constantes y la capacidad de generar nuevos genotipos que aguanten ambientes fluctuantes, constituyen las *componentes de la aptitud* (Thoday, 1953). La selección natural significa sólo que un genotipo aumenta a mayor ritmo que otro. Expresado con los símbolos convencionales del crecimiento de poblaciones, dn_i/dt (tasa instantánea de crecimiento para n_i) varía entre los genotipos i. La tasa absoluta de crecimiento carece de sentido aquí. Todos los genotipos probados podrían aumentar o disminuir en términos absolutos mientras que de ningún modo diferirían en sus aumentos o descensos relativos. Actuando sobre novedades genéticas creadas por mutación, la selección natural es el agente que moldea virtualmente todas las características de la especie.

Una fuerza selectiva puede actuar sobre la variación de una población de varias formas radicalmente distintas. Los principales modelos resultantes pueden verse en la figura 4-2. En los diagramas, la variación fenotípica medida según el eje horizontal se considera normalmente distribuida, con las frecuencias de los individuos medidas según el eje vertical. Las distribuciones normales son comunes pero no universales entre los caracteres que varían de forma continua (como talla, tiempo de maduración y cualidades mentales). La selección estabilizadora, denominada también a veces optimizante, consiste en una desproporcionada eliminación de los extremos, con una consecuente reducción de la varianza. Este modelo de selección se da en todas las poblaciones. La varianza aumenta en cada generación por presión de mutación, recombinación y posiblemente también, por flujo de genes inmigrantes. La selección estabilizadora reduce constantemente la varianza alrededor de la «norma» óptima mejor adaptada al ambiente local. El polimorfismo genético balanceado (en oposición al polimorfismo de casta social) se ve afectado en ocasiones por un tipo especial y muy simple de selección estabilizadora. En un sistema de dos alelos, el heterozigoto a_1a_2 se ve favorecido por encima de los homozigotos a_1a_1 y a_2a_2, y en cada generación hay una disminución de homozigotos. Pero las frecuencias génicas permanecen constantes y como resultado, recurren las mismas frecuencias diploides en cada generación siguiente, en un equilibrio de Hardy-Weinberg, antes de la acción de la selección. La verdadera selección disruptiva (llamada a menudo selección diversificadora) es un fenómeno más raro o al menos no tan bien conocido. Es causada por la existencia de dos o más normas adaptativas accesibles a lo largo de la escala fenotípica, combinadas quizás con apareos preferenciales entre individuos del mismo genotipo. Las recientes evidencias experimentales sugieren que pudiera desembocar ocasionalmente en la creación de nuevas especies. La selección direccional (o selección dinámica, como se denomina a veces) es el principal patrón mediante el que se consigue la evolución progresiva.

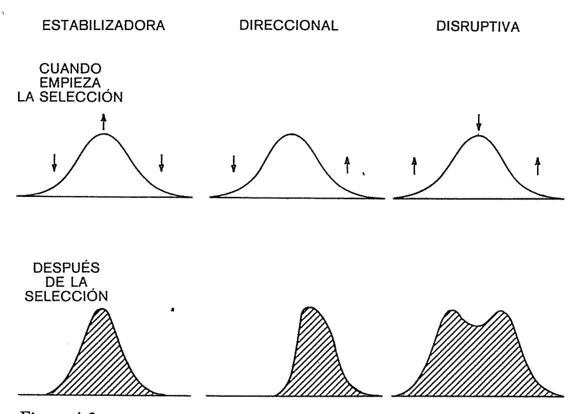


Figura 4-2

Resultados de la selección adversa (↓) y favorable (↑) en varias partes de la distribución de frecuencias de la población en un carácter fenotípico. Las alturas de los distintos puntos en las curvas de frecuencia de distribución representan las frecuencias de los individuos en las poblaciones, mientras que el eje horizontal da idea de la variación fenotípica. Los gráficos de arriba de cada par muestran el patrón que sigue la selección al principio, mientras que los inferiores muestran la de después.

La discusión de la Evolución por selección natural parece a menudo e inicialmente, circular: los genotipos más aptos son aquellos que dejan más descendientes, los cuales y gracias a la herencia, se parecen a sus antecesores: y los genotipos que

dejan más descendientes presentan una mayor aptitud darwiniana. Expresada de esta forma, la selección natural no es un mecanismo sino simplemente un replanteamiento de la historia. No podemos predecir el futuro a partir de semejante replanteamiento, pues hay que esperar a ver qué genotipos serán más vigorosos en el futuro. MacArthur (1971) ha apuntado que algunas de las leyes básicas de la Genética de poblaciones se hacen triviales según la misma afirmación tautológica. La afirmación puede convertirse en la siguiente ecuación donde n_x es el número de copias de un particular alelo x en una población, N es el número total de genes de todos los alelos en este locus y la frecuencia del gen x es, por definición, $p_x = n_x/N$. Luego:

$$\frac{dp_x}{dt} = \frac{d}{dt}\left(\frac{n_x}{N}\right) = \frac{N(dn_x/dt) - n_x(dN/dt)}{N^2}$$

$$= \frac{n_x}{N}\left\{\frac{dn_x/dt}{n_x}\right\} - \frac{n_x}{N}\left\{\frac{dN/dt}{N}\right\}$$

$$= p_x[r_x - \bar{r}]$$

Las r son las aptitudes y se definen por los términos entre corchetes. En particular, toda la población de alelos crece, por definición, según la tasa

$$\frac{dN}{dt} = \bar{r}N$$

y

$$\bar{r} = \frac{dN/dt}{N}$$

donde $\bar{r}$ es la tasa media de incremento de todos los alelos del mismo locus. Los alelos x aumentan según la expresión

$$\frac{dn_x}{dt} = r_x n_x$$

$$r_x = \frac{dn_x/dt}{n_x}$$

La teoría de la Evolución por selección natural toma cuerpo en esta definición de las tasas diferentes de aumento de los alelos en el mismo locus. El teorema de Wright sobre los máximos adaptativos puede derivarse de ella de forma directa. Gran parte de lo que resta de la Genética de poblaciones teórica se debe a las complicaciones introducidas tanto por la reproducción sexual como por la alternancia de fases haploides y diploides. Incidiremos en algunos de estos desarrollos especializados a medida que vayamos avanzando. Por el momento basta con darse cuenta que las formulaciones centrales del tema empiezan con unas r dadas constantes. Las fuerzas que determinan las r caen dentro del dominio de la Ecología. Al perseguir esto, el tema se convierte en más experimental, realista y considerablemente más rico e interesante en el detalle. Idealmente, el análisis empieza escindiendo las r de forma demográfica, derivando cada una de la sobrevivencia individual y la fertilidad de los genotipos por separado. El procedimiento conduce rápidamente hacia la consideración de fenómenos biológicos particulares, incluyendo los del comportamiento social. Este es el puente por el que pasaremos de la Genética a la Ecología, más avanzado el capítulo.

HEREDABILIDAD

La variación fenotípica según la cual actúa la selección natural posee cuatro fuentes (Milkman, 1970): puramente genética, basada en las diferencias alélicas entre individuos; puramente ambiental, originada por variaciones en condiciones exógenas a los organismos en el transcurso de sus vidas; estocástico-genéticas, basadas en las desviaciones del desarrollo causadas por mutaciones somáticas en el transcurso de la vida de ciertos organismos; e históricas, derivadas de rasgos citoplasmáticos distintos transmitidos a lo largo de un período de dos o más generaciones, sin el beneficio de instrucciones especiales por parte de los ácidos nucleicos. Los últimos dos contribuyentes a la variación poblacional son probablemente insignificantes en la mayor parte de ejemplos. La actividad estocástico-genética, por ejemplo, probablemente será importante sólo cuando el fenotipo al que afecta permanece unido a un umbral de desarrollo, por lo que uno de los frecuentes cambios tautoméricos que normalmente se producen en los pares de bases de los ácidos nucleicos puede conducirlo a otro fenotipo. Semejante actividad es intrínseca en ciertos componentes moleculares del gen y debe darse independientemente de lo constante que pueda ser el medio ambiente. Sin embargo, este «ruido del desarrollo», como lo calificó C. H. Waddington, es improbable que tenga demasiadas consecuencias en ambientes naturales, donde sus efectos son fácilmente arruinados mediante simples variaciones genéticas y ambientales. Las fuentes históricas de la variación son igualmente poco significativas ya que se producen sobre todo microorganismos, como las capacidades bioquímicas de las bacterias y la conformación de los córtex y caparazones silíceos de los protozoos. Además, como máximo sólo persisten durante unas pocas generaciones.

Nos vemos pues desembocados a un residuo preponderante de la variación fenotípica que se basa en efectos genéticos separables, debidos en última instancia a diferencias alélicas, y en efectos ambientales, puramente exógenos. Debiera tenerse en cuenta que la selección actúa sobre los genotipos y no directamente sobre los genes. Pero para que haya evolución es preciso en las distribuciones fenotípicas esquematizadas en la figura 4-2 una determinación, al menos parcialmente, genética. Si la variación fenotípica no estuviera tan determinada, cada nueva generación, siendo genéticamente uniforme con respecto al fenotipo, retornaría a la distribución original que existía antes

de la actuación de la selección. La proporción de varianza total en el fenotipo de un carácter dado que es atribuible a los efectos medios de los genes en un ambiente en particular se denomina *heredabilidad* del carácter. Se simboliza por h^2 (importando la heredabilidad y no su cuadrado) y puede calcularse del siguiente modo. La *varianza fenotípica* total del rasgo (V_F) es la dispersión en toda la población del mismo y es la suma de la *varianza genética* (V_G) y la *varianza ambiental* (V_A). La varianza, tal y como se usa aquí, es la medida estándar de la dispersión de los datos individuales alrededor de la media. Considerando un caso extremadamente simple, supongamos dos poblaciones formadas por tres individuos cada una. Los tres individuos de la primera población miden 0, 2 y 4, respectivamente, según un rasgo determinado, y los de la segunda población, 1, 2 y 3. Vemos que la primera población presenta una dispersión mayor que la segunda, aunque ambas tengan una media de 2. La varianza es la diferencia media al cuadrado entre los valores individuales y el valor medio. La varianza de la primera población (0, 2, 4) es

$$\frac{(2-0)^2+(2-2)^2+(2-4)^2}{3}=\frac{8}{3}$$

mientras que la varianza de la segunda población (1, 2, 3) es

$$\frac{(2-1)^2+(2-2)^2+(2-3)^2}{3}=\frac{2}{3}$$

La ventaja de la varianza es que puede dividirse en componentes que, procurando que sean independientes entre sí, son aditivas. Cuando la correlación entre dos factores contribuyentes existe, puede calcularse la mayor parte de las veces en forma de covarianza y simplemente restarse de la suma de varianzas. Así pues, ya que las varianzas genética y ambiental de un rasgo determinado son independientes entre sí, pueden sumarse directamente dando la varianza fenotípica total.

La varianza genética es la varianza debida a diferencias entre genes que afectan al mismo rasgo, y la varianza ambiental es la debida a diferentes entornos que afectan al desarrollo individual. *Heredabilidad en sentido lato* ($h^2{}_L$) es la proporción en que la varianza genética contribuye a la varianza fenotípica total:

$$h_B^2=\frac{V_G}{V_P}=\frac{V_G}{V_G+V_E}$$

Una heredabilidad de 1 significa que toda la variación de la población se debe a diferencias entre genotipos, y ninguna variación es causada en el mismo genotipo por la influencia del ambiente. Una heredabilidad de 0 indica que toda la variación es causada por el ambiente; en otras palabras, las diferencias genéticas entre individuos no tienen influencia sobre aquel rasgo en particular. La heredabilidad es un concepto útil pero que debe utilizarse con gran cuidado. Démonos cuenta que su magnitud depende del carácter seleccionado para la medida. Distintos caracteres en la misma población varían drásticamente en su heredabilidad, y que ésta depende del ambiente en que vive la población. La misma población, con una constitución genética invariable, puede rendir una distinta heredabilidad para una característica dada si se sitúa en un ambiente diferente. Además, es posible dividir la varianza genética en tres componentes. En el caso de una herencia simple aditiva,

$$V_G=V_A+V_D+V_I$$

donde

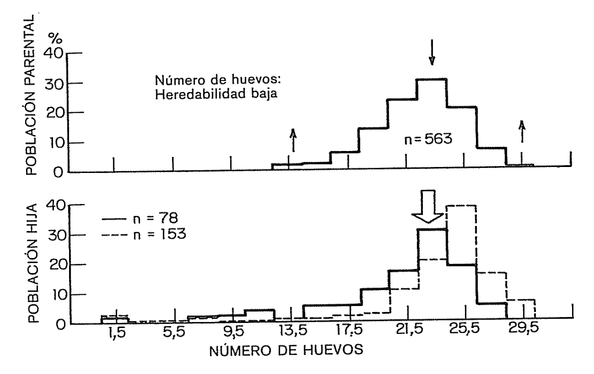
- V_A es la varianza debida al efecto aditivo de los genes que contribuyen a los diversos genotipos individuales. Algunos de los genes causan más de lo característico (como talla, agresividad o tendencia de grupo) en el desarrollo y otros menos. La suma de los efectos de la combinación de tales genes juntos en cada individuo ayuda a determinar el grado hasta el que se desarrolla la característica. La variación debida a distintas combinaciones de estos genes aditivos es V_A.
- V_D es la varianza debida a las desviaciones de la dominación o sea, diferencias en el grado en que los genes son dominantes sobre otros del mismo locus.
- V_I es la dominancia debida a interacciones epistáticas, es decir, las diversas formas de supresión o mejora entre genes localizados en distintos loci. Por ejemplo, la presencia de b_1 en un locus dado podría suprimir la contribución a la característica controlada por a_1 en un segundo locus, mientras que la presencia de b_2 quizá no.

A partir de estas tres componentes de la varianza genética es posible separar una medida más estrecha de la heredabilidad que permita un cálculo directo de la tasa en que se produce la Evolución. Esta *heredabilidad en sentido estricto* (h_{2E}) se define del siguiente modo:

$$h_E^2=\frac{V_A}{V_P}$$

La velocidad a la que un rasgo evoluciona en una población aumenta según el producto de su heredabilidad (en sentido estricto) y de la intensidad del proceso de selección. Para ser más precisos, $R = h^2{}_E S$, donde R es la respuesta de la población a la selección, $h^2{}_E$ es la heredabilidad en sentido estricto y S es un parámetro determinado en parte por la fracción poblacional incluida en el proceso de selección. El sistema, como Mather y Harrison (1949) demostraron en su clásico experimento sobre selección en el número de quetas en *Drosophila,* responde linealmente hasta que, o la varianza genética llega a ser cero, o con mayor probabilidad, los otros genes en loci ligados se alteran hasta el punto de que la aptitud de

los organismos participantes se reducen de forma significante. Un ejemplo que ilustra la relación entre heredabilidad y plasticidad evolutiva puede verse en la figura 4-3. Por medio de experimentos similares de selección, se han documentado moderados o altos grados de heredabilidad en muchos elementos familiares del comportamiento social: tamaño del grupo y dispersión, apertura de los grupos a los extraños, tendencia y capacidad de dispersión, disposición para explorar nuevos espacios, agresividad, habilidad en el combate, tendencia a asumir bajos o altos lugares en el escalafón de jerarquías dominantes, canto (en los pájaros), tendencia a aparearse con individuos similares o distintos y otros. Una conclusión principal de los estudios de 20 años con perros llevados a cabo en el Jackson Laboratory en Maine fue que, virtualmente todos los rasgos de comportamiento poseen la suficiente heredabilidad como para responder rápidamente a la selección (Scott y Fuller, 1965). Esta maleabilidad es la base del éxito humano en la creación de tantas razas de perros, especializada cada una en una misión determinada dentro del propio esquema social humano.



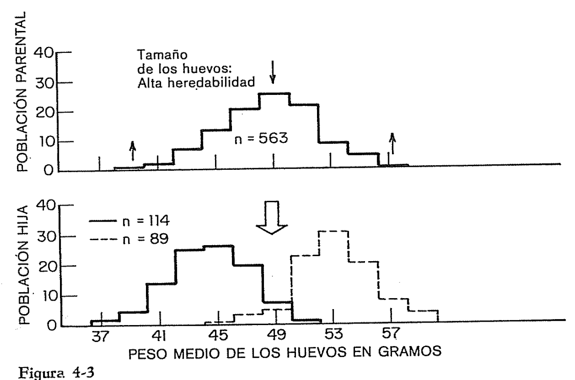


Figura 4-3

Relación entre heredabilidad y plasticidad evolutiva en dos rasgos reproductivos de las gallinas. La selección disruptiva fue practicada en un intento de separar los grupos de alto y bajo rendimiento. (Modificación de Lerner, 1958.)

POLIGENES Y DESEQUILIBRIO DE LIGAMIENTO

Los modelos de la Genética de poblaciones clásica presentan un defecto que ha aumentado crecientemente y de forma preocupante en los últimos años: en su mayor parte están basados en sistemas de un solo locus y remedan una competición entre alelos. La selección real, sin embargo, no está dirigida hacia los genes sino hacia los organismos individuales que contienen unos diez mil genes o más. Incluso cuando un rasgo puede ser delimitado con precisión mediante un estudio especial, está ordinariamente bajo el control de los poligenes, es decir, de los genes que afectan al mismo carácter pero que están localizados en dos o más loci. Cuando los loci no están ligados y no interactúan con suficiente fuerza como para producir combinaciones favorables o desfavorables, la teoría clásica no queda amenazada seriamente. Pero cuando estas dos condiciones coexisten, puede presentarse un desequilibrio estable de ligamiento. Tal desequilibrio radica en que la frecuencia de una combinación gamética, como $a_1b_3c_2$, no es la misma que el producto de las frecuencias de los alelos a_1 b_3 y c_2. En un reciente trabajo, resumido y extendido en gran medida por Franklin y Lewontin (1970), se indica que los desequilibrios de ligamiento son mucho más comunes de lo que indicaban los primeros estudios sobre el tema basados en la teoría de dos loci. Cuando muchos loci son polimórficos, condición que la investigación empírica ha demostrado estar muy extendida, relativamente pequeñas cantidades de interacción entre loci pueden generar un desequilibrio de ligamiento lo bastante fuerte como para hacer que todo el cromosoma responda a la selección como una unidad. Así pues, la Genética de poblaciones futura parece destinada a concentrarse más en los cromosomas íntegros, sus propiedades de recombinación, la intensidad de las interacciones epistáticas entre loci ligados y los efectos de la homozigosis en cromosomas de diversas longitudes. Esta rama de la teoría deberá ser desarrollada necesariamente en competición con la teoría de un locus, cuya simplicidad todavía se hace precisa para algunos de los procesos evolutivos conceptualmente difíciles. La teoría más simple, por ejemplo, proporciona una entrada en el primer análisis de la selección de grupos que será revisado el capítulo próximo. El ajuste de la teoría de un locus, sobre la que todavía reposan esta y la mayor parte de ramas de la Genética de poblaciones, con la nueva

teoría de interacción de loci, es una tarea para el futuro. Queda para los sociobiólogos explotar ambos niveles según la oportunidad.

MANTENIMIENTO DE LA VARIACIÓN GENÉTICA

La teoría neo-darwinista originaria se enfrentaba a un proceso simple según el cual la variación genética bruta está creada por mutación y luego probada por la selección natural. El reservorio de variación hallado en una población en cualquier momento dado se consideraba debido a la presencia de alelos desfavorecidos en el proceso de ser reemplazados por mutaciones favorables, o alelos mutantes mantenidos a bajos niveles de equilibrio en un punto intermedio entre la selección opuesta a ellos y su renovación gracias a mutaciones recientes. Al final se apreció que a pesar de las nuevas variaciones genéticas originadas por mutación en el sentido convencional, su mantenimiento a niveles superiores de los que puede conseguir el equilibrio mutacional pueden obtenerse a partir de procesos distintos. Sus efectos, clasificados ampliamente como polimorfismo genético, son revisados brevemente a continuación.

Polimorfismo transitorio. Dos alelos en el mismo locus pueden coexistir a frecuencias elevadas durante el tiempo prolongado que invierte uno en reemplazar al otro por selección natural. Ambos pueden coexistir incluso por períodos más prolongados de tiempo si son selectivamente neutrales y sus frecuencias relativas se distribuyen al azar por deriva genética. El número de tales genes no originados ni por valores selectivos negativos ni positivos puede ser pequeño y las probabilidades de que uno llegue a existir y a aumentar hasta su fijación son, ciertamente, muy pequeñas. Pero si disponen del tiempo suficiente, todos los genes neutrales pueden constituir un gran sustrato.

Los casos restantes se consideran conjuntamente como polimorfismo balanceado.

Superioridad de los heterozigotos. Si el heterozigoto presenta mayor aptitud que el homozigoto, es fácil ver que ningún alelo podrá ser eliminado sólo por selección. De hecho, la frecuencia de un gen será $s_2/(s_1 + s_2)$, donde s_1 es el coeficiente de selección de su homozigoto (proporción mayor por la que el homozigoto es eliminado en comparación con el heterozigoto), y s_2 es el coeficiente de selección del homozigoto opuesto.

Selección dependiente de la frecuencia. Si la frecuencia menor de dos alelos es favorecida en la selección, ambos alcanzarán el equilibrio en alguna frecuencia intermedia. La selección de este tipo puede surgir si un parásito o depredador insiste en sus preferencias para atacar a un número desproporcionado de individuos pertenecientes al tipo más común (Moment, 1962; Owen, 1963). También puede suceder esto en un apareo lo bastante desordenado como para que los individuos seleccionen a otros que posean distintos alelos. En consecuencia, los genotipos raros son capaces de reproducirse a un ritmo superior e incrementar su abundancia hasta alcanzar la frecuencia en la que ya no sean escasos y puedan adquirir ventaja.

Selección disruptiva. El polimorfismo genético, o al menos la multimodalidad en rasgos que varían de forma continuada, puede tener éxito si se dirige una selección suficientemente fuerte y de manera sostenida, contra los tipos intermedios. Un mecanismo que puede producirse fácilmente en condiciones naturales es el apareo ordenado, donde los individuos muestran preferencia por aquellos con parecido fenotipo (Karlin, 1969; Crow y Kimura, 1970).

Ambientes espacialmente heterogéneos con la migración. Consideremos el caso de dos poblaciones mendelianas lo suficientemente apartadas como para tener ambientes distintos y tiendan a favorecer diversos conjuntos de genotipos, pero lo bastante próximas como para intercambiar números sustanciales de individuos. Como resultado, cada población puede albergar números significativos del alelo menos favorecido. Siempre que los ambientes y las tasas de migración no sean demasiado inconstantes, el polimorfismo estará balanceado (Karlin y McGregor, 1972).

Selección cíclica. Si la selección es suficientemente fuerte, una alternación regular a favor del primer alelo y luego del otro puede mantener un polimorfismo balanceado. Un ejemplo probable es la coexistencia de alelos en algunas poblaciones de roedores que están asociados con rasgos de comportamiento y favorecidos en ciertas partes del ciclo de densidad de población y desfavorecidos en otras. La base para la selección puede incluir ventajas acordes con tiempos distintos para el comportamiento agresivo y la tendencia migratoria (Krebs y col., 1973). Roughgarden (1971) ha desarrollado una teoría general que permite un balanceo entre genotipos de crianza lenta y rápida.

Selección contrarrestante a distintos niveles. Bajo diversas condiciones, los genes altruistas pueden mantenerse en un estado de polimorfismo balanceado con genes competidores «egoístas». En términos sencillos, la selección de grupo que favorece el altruismo y la selección individual que se opone a él son de intensidades suficientemente comparables, y las poblaciones estructuradas con adecuación van hacia una frecuencia de equilibrio de valor intermedio (Boorman y Levitt, 1972, 1973a; Eshel, 1972). (Véase el capítulo 5).

Durante los últimos diez años la utilización de electroforesis de gran poder de resolución, por la cual las proteínas se separan en un fuerte campo eléctrico y luego son teñidas con precisión para localizarlas, ha revelado una cantidad mucho mayor de polimorfismo de lo que los genetistas habían creído posible en un principio. En su pionero estudio con *Drosophila pseudoobscura,* Lewontin y Hubby (1966) descubrieron que alrededor de un 30 % de todos los loci en una sola población presentaban dos o más alelos mantenidos en estado polimórfico, y que cada individuo de la población es heterozigótico para más o menos un 12 % de sus loci, por término medio. La evidencia de una variación tan extensiva ha puesto en

tensión a la teoría clásica. Si el polimorfismo se ve balanceado por medio de la superioridad de los heterozigotos, la selección estabilizadora que hace falta para mantener tantos genes podría parecer a simple vista que crea un lastre intolerable para la población. El 30 % de los loci en *D. pseudoobscura* significan, según un cálculo conservativo, al menos, 2000 loci. ¿Cómo puede haber suficiente selección para mantener polimórficos a 2000 loci? Consideremos el siguiente modelo para observar cómo estos números crean un dilema. Supongamos con fines ilustrativos que los alelos poseen idénticas frecuencias y este balance se mantiene eliminando el 10 % de los homozigotos de cada locus en cada generación. La disminución de aptitud por locus (el «lastre genético» por locus) sería de

$$\frac{W_{max} - \bar{W}}{W_{max}} = \frac{1 - (0{,}5 \times 0{,}9 + 0{,}5 \times 1)}{1} = 0{,}05$$

donde W_{max} es la aptitud del heterozigoto (por definición, 1) y $\bar{W}$ es la aptitud media de los tres genotipos diploides posibles en la población. Si hay 2000 loci polimórficos, la aptitud relativa de la población se reducirá a

$$(1 - 0{,}05)^{2000} = 10^{-46}$$

Virtualmente todos los otros números razonables para la aptitud de los homozigotos y frecuencias alélicas de este modelo proporcionan lastres genéticos similarmente imposibles. Por ejemplo, si sólo el 2 % de homozigotos son eliminados en cada generación, la aptitud todavía estaría próxima a 10^{-9}. La población debería extinguirse muchas veces antes de lograr semejante nivel de polimorfismo. La vía de escape para esta dificultad podría ser mediante selección del heterozigoto per se (King, 1967; Milkman, 1967, 1970; Sved y col., 1967). En lugar de sumar miles de procesos selectivos aunque sean sucesos independientes, uno ve al individuo como el objeto de la selección. Es razonable suponer que los alelos en distintos loci interactúan de formas favorables o desfavorables para originar el producto final. De hecho, muchos contribuyen como poligenes al mismo carácter y complejos diferentes se mantendrán juntos en desequilibrios de ligamiento estables. Si los individuos heterozigóticos para un cierto número de loci o más son genéticamente superiores, como han indicado los experimentos de Wallace (1968) y otros, un relativamente pequeño conjunto de episodios selectivos en cada generación podrían mantener un gran número de polimorfismos. Este proceso, que se ha denominado truncación de la selección, es una notable salida del punto de vista convencional de microevolución por competición entre alelos.

Una segunda y competente hipótesis a tener en cuenta para el mantenimiento de tales niveles de variación sugiere que el polimorfismo es transitorio y se basa en genes selectivamente neutrales que se expanden o retroceden a través de la población por deriva genética (Crow y Kimura, 1970). La probabilidad de que un determinado mutante se fije al final es μ, o sea, la proporción en que este tipo de mutante aparece en toda la población. Este resultado notablemente simple se obtiene del siguiente modo. Una vez que el gen mutante individual aparece en escena, constituye exactamente $1/2N$ de todos los genes de su locus en la población. Ya que es neutral, tiene las mismas posibilidades que cualquier otro gen presente en el momento de su origen de fijar sus descendientes en una fecha futura y en todas las $2N$ posiciones de la población. En otras palabras, la probabilidad de que los descendientes de un mutante neutral en particular se fijen hasta la exclusión de todos los otros genes es $1/2N$. De ahí se desprende que la probabilidad de algún gen neutral resulta de considerar las $(2N\mu)$ veces la probabilidad de que se fije uno en particular $(1/2N)$, y este producto es μ. También el intervalo medio entre el origen de mutantes con éxito es $1/\mu$. Estos cálculos no se contradicen con las tasas estimadas de sustituciones aminoacílicas en proteínas como hemoglobina, citocromo c y fibrinopéptidos. Extendidos a otros sistemas enzimáticos y por tanto a muchos loci, la deriva genética y los alelos neutrales podrían intervenir en gran medida en la variación genética observada en las poblaciones. Que esto se dé realmente o que la variación se base primaria o totalmente en el polimorfismo balanceado, es un problema de difícil resolución.

FENOVARIANTES Y ASIMILACIÓN GENÉTICA

El estudioso de la evolución social está especialmente interesado por los sucesos raros que proporcionan a pequeñas porciones de la población oportunidades desusadas para innovarse y así, quizás, aumentar su aptitud y afectar al futuro de la especie en grado desproporcionado. Este fenómeno hallado por los genetistas consiste en la aparición de *fenovariantes*, individuos aberrantes escasos que surgen regularmente en poblaciones debido a la segregación de ciertas combinaciones raras de genes individuales comunes (Lerner, 1954; Milkman, 1970). Los ejemplos incluyen seudotumores y nerviaciones transversales inexistentes o defectuosas en las alas de *Drosophila*, dedos encorvados en gallinas y diabetes en mamíferos. Los rasgos aparecen frecuentemente en gran número cuando hay una fuerte selección para algún otro rasgo o son congénitos (ambos procesos, usualmente, cuentan para lo mismo). A menudo son muy variables y una selección deliberada puede modificar su penetración y expresividad. La aparición de fenovariantes forma parte, generalmente, del lastre genético que aminora la evolución en otros rasgos. También representan puntos potenciales de partida para nuevas vías evolutivas.

Estrechamente relacionada con las fenovariantes está la especial secuencia de sucesos referidos por Waddington como *asimilación genética*. Un ejemplo teórico extremo es el presentado en la figura 4-4. Supongamos que en cada generación unos pocos individuos poseen raras combinaciones de genes que les dan poderes para desarrollar un rasgo en ciertos ambientes, pero que bajo circunstancias ordinarias la especie no

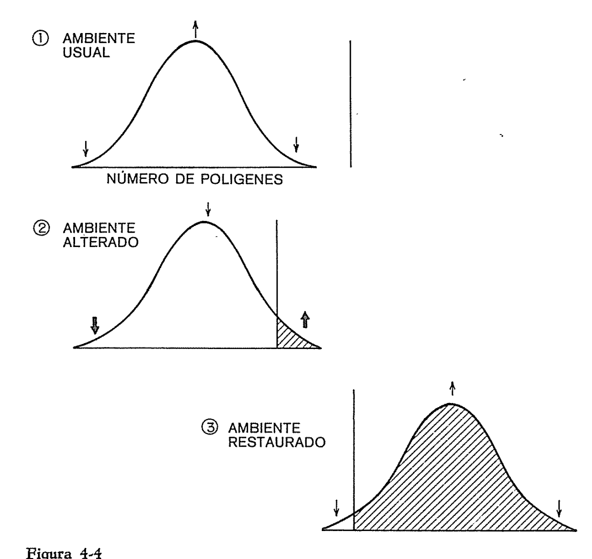


Figura 4-4
La asimilación genética puede producirse si un cambio ambiental provoca la exposición del potencial genético previamente oculto de algún individuo extremo. (1) *El ambiente ordinario nunca permite el desarrollo del potencial,* (2) *pero unos pocos individuos lo alcanzan cuando cambia el ambiente. Si el rasgo así «desvelado» proporciona una mayor aptitud, aquellos genotipos con el potencial aumentarán en el ambiente alterado. Entonces la población puede evolucionar hasta un punto en que la mayoría de individuos desarrollan el rasgo espontáneamente, incluso si el ambiente retorna a su estado original, como se indica en el diagrama* (3).

halla condiciones que favorezcan dicho desarrollo. Cuando al final cambia el ambiente lo bastante como para permitir la manifestación del rasgo en algunos miembros de la especie, éste confiere una mayor aptitud. En las nuevas circunstancias, los genes que confieren el potencial también aumentan su proporción. Con el tiempo se harán tan comunes que la mayor parte de individuos contendrán el suficiente número como para desarrollar el rasgo incluso en el *ambiente antiguo*. Si el ambiente vuelve a su estado original, todos o una parte sustancial de los individuos desarrollarán todavía el rasgo de forma espontánea. En una primera inspección, la asimilación genética puede parecer una forma sofisticada de lamarckismo, pero no lo es. En 1896, James Mark Baldwin se dio cuenta de que la capacidad de desarrollarse en una u otra dirección en varios ambientes está sujeta a control genético y, por tanto, a evolución en un estricto sentido darwinista.

Ya que el comportamiento, y especialmente el social, presenta la mayor plasticidad de desarrollo en cualquier categoría de rasgos fenotípicos, también es, teóricamente, el que está más sujeto a evolución por asimilación genética. Las escalas de comportamiento, como las que sitúan a una especie desde el comportamiento territorial hasta jerarquías de dominancia, podría crearse por la aparición de unos pocos individuos capaces de desviar su comportamiento en una dirección u otra cuando el ambiente se altera por primera vez. Si el ambiente permanece alterado de forma que favorezca a estos genotipos, la especie puede desviarse más abandonando un extremo de la escala previamente ocupada. La mayoría de especies de peces mariposa quetodóntidos, por ejemplo, son exclusivamente territoriales en sus hábitos. *Chelmon rostratus* y *Heniochus acuminatus,* sin embargo, forman majales organizados según jerarquías de dominación (Zumpe, 1965). Otras especies de grupos próximos desarrollan escalas que conectan ambos comportamientos. Así como los dos extremos aparecen superficialmente, no es difícil imaginar cómo uno puede evolucionar dentro del otro, sobre todo si las distintas capacidades de desarrollo están sujetas a la selección natural con la ayuda de la asimilación genética. El proceso se intensificaría más si los miembros de la misma especie se imitaran apreciablemente. La innovación cultural del tipo registrado en aves y mamíferos podría constituir el primer paso, siempre y cuando la creatividad tenga bases genéticas. Finalmente, incluso es posible para la mayor parte de especies plásticas, incluido el hombre, atravesar repetidamente episodios asimilativos en el desarrollo de facultades mentales superiores.

ENDOGAMIA Y PARENTESCO

Muchas clases de comportamiento social, incluyendo quizás todas las formas más complejas, están basadas de un modo u otro en el parentesco. Como regla, cuanto más cerrada es la relación genética de los miembros de un grupo, más estables e intrincados son los lazos sociales de sus miembros. Recíprocamente, cuanto más estable y cerrado es el grupo y pequeño su tamaño, mayor es el grado de endogamia, lo que por definición produce relaciones genéticas más estrechas. La endogamia pues provoca evolución social, pero también disminuye la heterozigosis en la población y la superior adaptabilidad y actuación generalmente asociadas con la heterozigosis. Es importante en el análisis de cualquier sociedad tomar una medida tan precisa como sea posible de los grados de endogamia y parentesco.

Tres medidas de la relación, originalmente desarrolladas por Sewall Wright, son utilizadas de forma rutinaria en la Genética de poblaciones:

Coeficiente de endogamia. Simbolizado por f o F, el coeficiente de endogamia es la probabilidad de que ambos alelos de un locus en un individuo dado sean idénticos en virtud del mismo descendiente. Cualquier valor de f por encima de cero

implica que el individuo es endogámico en el mismo grado, en el sentido de que sus dos progenitores comparten un antepasado en un pretérito relativamente reciente. (Al definir «reciente» debemos reconocer que virtualmente todos los miembros de una población mendeliana comparten un ancestro común si su pedigrí se traza lo bastante hacia atrás.) Si los dos alelos en cuestión son idénticos (porque provienen de un solo alelo poseído por un antepasado), se denominan autozigóticos; de lo contrario, se llaman alozigóticos.

Coeficiente de parentesco. También se denomina *coeficiente de consanguinidad*. Es la probabilidad de que un par de alelos elegidos al azar del mismo locus en dos individuos sea autozigótico. El coeficiente de parentesco es numéricamente igual que el de endogamia; se refiere a dos alelos tomados de los padres en una generación, mientras que el coeficiente de endogamia se refiere a los alelos después de que se hayan combinado en la descendencia. El coeficiente de parentesco se simboliza ordinariamente por f_{IJ} (o F_{IJ}), donde I y J (o cualquier otro subíndice) se refiere a los dos individuos comparados.

Coeficiente de relación. Designado por r, el coeficiente de relación representa la fracción de genes en dos individuos que son idénticos por descendencia, según un promedio de todos los loci. Puede derivarse de los dos coeficientes previos de forma directa que explicaremos brevemente.

Examinemos las bases intuitivas de las primeras dos medidas. La figura 4-5 presenta una derivación del coeficiente de endogamia de un descendiente (I) producido por el apareamiento entre medios hermanos (B y C) que comparten la posesión de un padre. Las hembras están dentro de los círculos y los machos en los cuadrados, mientras que los alelos se simbolizan con letras minúsculas (a, a', b, b'). El coeficiente de endogamia de I se computa del siguiente modo. Sólo se muestran los individuos descendientes de un ancestro común (A). La probabilidad de que a y b sean iguales es de $\frac{1}{2}$, ya que a representa la mitad de los alelos de B en aquel locus y de cualquier forma, la mitad de gametos de B podrían contribuir a I.

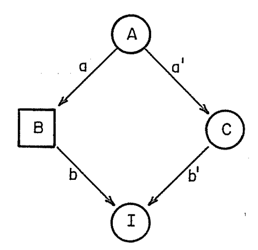


Figura 4-5
Pedigrí de un organismo (I) *producido por la unión de dos medios hermanos* (B *y* C). *El cómputo del coeficiente de endogamia de* I *se explica en el texto.*

La probabilidad de que a y a' sean iguales también es $\frac{1}{2}$ pues una vez se ha elegido un alelo al azar (digamos a), la probabilidad de que el segundo alelo también elegido al azar (digamos a') sea el mismo que el primero es $\frac{1}{2}$, siempre y cuando A no se haya reproducido y sea improbable que tenga dos alelos idénticos para empezar. La probabilidad de que a' y b' sean idénticos es $\frac{1}{2}$, pues a' constituye la mitad de los alelos en el locus y la mitad de los gametos con que C podría contribuir a I. La probabilidad de que b y b' sean idénticos es el coeficiente de parentesco de B y C, así como el coeficiente de endogamia de I. Ya que $b = b'$ si y sólo si $b = a = a' = b'$, el coeficiente será el producto de las tres probabilidades que acabamos de mencionar:

$$f_{BC} = f_I = \frac{1}{2} \times \frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{8}$$

Nótese que si contamos los pasos en el camino que va de un padre al ancestro común y luego al segundo padre (BAC, donde el ancestro común es A), obtendremos el número de veces (tres) que debe multiplicarse la probabilidad $\frac{1}{2}$ por sí misma. Este simple procedimiento es la base del *análisis de las vías,* mediante el que pueden calcularse los coeficientes con rapidez incluso en el pedigrí más complejo. Cada posible vía que conduce a todos los ancestros comunes se traza por separado. El coeficiente de endogamia es la suma de las probabilidades obtenidas en cada vía por separado. La técnica se muestra en los tres casos implicados analizados en la figura 4-6.

El análisis debe modificarse si el antepasado común también es endogámico. Si su coeficiente de endogamia es f_A, la probabilidad de que dos alelos escogidos al azar de él sean autozigóticos es $\frac{1}{2}(1 + f_A)$, y el coeficiente de endogamia del último descendiente (o al menos de una vía separada que contribuya a su coeficiente) es

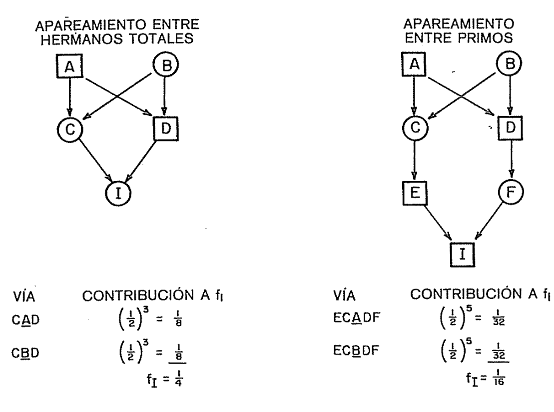
$$f_I = \left(\frac{1}{2}\right)^n (1 + f_A)$$

donde n representa el número de individuos en la vía, como antes.

El significado del coeficiente de relación puede aclararse ahora. Está relacionado de la siguiente forma con el coeficiente de parentesco (f_I y f_J) de los dos organismos comparados:

$$r_{IJ} = \frac{2f_{IJ}}{\sqrt{(f_I + 1)(f_J + 1)}}$$

en ausencia de dominancia o epistasis. Si ningún individuo es endogámico en absoluto, o sea, $f_I = f_J = 0$, la fracción de genes compartidos (r_{IJ}) es dos veces su coeficiente de parentesco. Pero si cada individuo es totalmente endogámico, o sea, $f_I = f_J = 1$, r_{IJ} es igual que el coeficiente de parentesco. Supongamos que el r_{IJ} de dos individuos exogámicos se sabe que



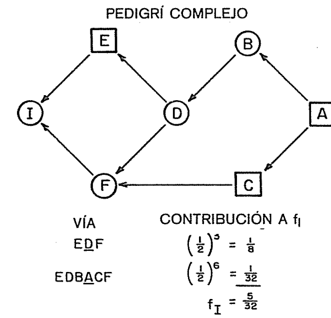


Figura 4-6

Análisis de las vías y cálculo del coeficiente de endogamia en tres pedigríes. El procedimiento se explica en el texto.

es 0,5. Esto significa que la mitad de los genes en I son idénticos por descendencia común con la mitad de los genes de J, cuando se consideran todos los loci o al menos una muestra grande de ellos. Si consideramos entonces un locus, la probabilidad de escoger un alelo de I y uno de J que sean idénticos por descendencia común (esta probabilidad es f_{IJ}, el coeficiente de parentesco) es la siguiente: la probabilidad de elegir el alelo correcto de I ($\frac{1}{2}$) por la de elegirlo de J ($\frac{1}{2}$), o sea, $\frac{1}{4}$. En otras palabras, $r_{IJ} = 2f_{IJ}$. Supongamos en contraste que I y J fueran totalmente endogámicos. En este improbable caso, todos los pares de alelos en I y J son autozigóticos. Como resultado, la fracción de alelos compartidos por I y J es igual a la fracción de loci compartidos por ellos. Si el 50 % de los alelos de I son idénticos al 50 % de los de J, el 50 % de los loci son también compartidos totalmente mientras que el 50 no lo son en absoluto, pues todos los loci son autozigóticos.

Los coeficientes de parentesco y relación pueden calcularse indirectamente, en ausencia de un pedigrí informativo, recurriendo a los datos de similitud de los grupos sanguíneos y otros rasgos fenotípicos entre los individuos, así como a una información sobre la migración (Morton, 1969; Morton y col., 1971; Cavalli-Sforza y Bodmer, 1971). En 1948, G. Malécot demostró que en sistemas de poblaciones con tasas uniformes de flujo de genes, el coeficiente medio de parentesco entre individuos seleccionados en diversas poblaciones puede esperarse que decline exponencialmente a medida que la distancia *(d)* que les separa aumenta:

$$f(d) = ae^{-bd}$$

donde a y b son constantes. Este resultado ha sido extendido y generalizado por Imaizumi y col. (1970), así como por Morton y col. (1971). El índice de migración *(b)* refleja la tasa de flujo de genes dentro de y entre poblaciones. Utilizando una expresión alternativa, decrece con la *viscosidad* o lentitud de la dispersión en las poblaciones. En la figura 4-7 pueden verse ejemplos de la ley de Malécot en poblaciones humanas.

A medida que las poblaciones se fragmentan y aumenta la viscosidad, el grado de parentesco entre individuos inmediata-

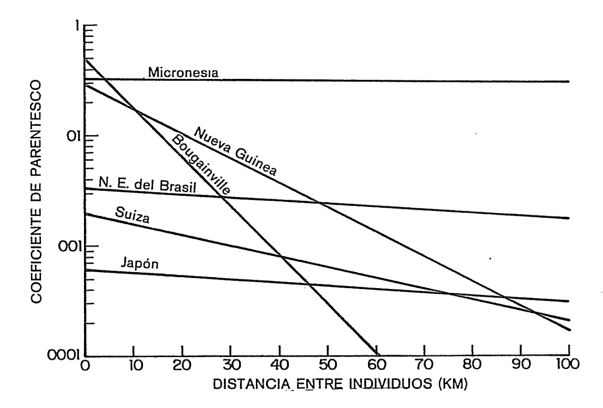


Figura 4-7

Disminución exponencial del coeficiente de parentesco con la distancia en diversas poblaciones humanas. La disminución es más rápida en los pueblos relativamente aislados e inmóviles de Nueva Guinea y Bougainville y menos marcado en los pueblos migratorios de Micronesia. (De Friedlaender, 1971; basado en los datos de Imaizumi y Morton, 1969.)

mente adyacentes se hace mayor. En consecuencia, aumenta el papel de la evolución social, ya que los actos cooperativos e incluso altruistas pagarán más en términos de perpetuación de los genes compartidos por los antepasados comunes. Los efectos marginales también pueden reducir los vigores progresivamente, tanto de los individuos como de los grupos locales, al incrementarse la viscosidad y por tanto llevando la evolución social hacia un alto. A medida que aumenta la endogamia, los recombinantes homozigóticos incrementan su frecuencia más de lo que lo hacen los heterozigóticos, esparciendo la variación más incluso que los posibles tipos diploides. Precisando más, en caso de no dominancia, la genética dentro de una población local está relacionada con el coeficiente de endogamia:

$$V_f = V_o(1 + f)$$

donde V_o es la varianza en ausencia de endogamia. En caso de dominancia, la relación explícita es más compleja (véase Crow y Kimura, 1970). Podemos considerar la endogamia como poseedora de un efecto congelante sobre una población dentro de un conjunto de grupos pequeños y casi aislados. Si medimos la varianza genética de cada grupo a lo largo de un prolongado período, teniendo en cuenta los genotipos que puedan ir y venir por inmigración y extinción, encontramos que la varianza de cada grupo es menor de lo que sería si fuera un foco en una población que se reproduce libremente. Pero los grupos pequeños difieren entre sí suficientemente, por lo que si midiéramos la varianza en toda la población (como en la fórmula anterior) habría un incremento detectable a lo largo de la varianza encontrada en otra población comparable que se reprodujera libremente. Las poblaciones pueden subdividirse de esta forma y también por fuerzas externas tales como barreras físicas que impidan el intercambio de genes. Cuando las subpoblaciones se ven aisladas de este segundo modo (ahora podemos referirnos a ellas ya sea como a subpoblaciones de una población mayor o como poblaciones completas pertenecientes a una «metapoblación» mayor), tienden a diverger en sus frecuencias génicas ya sea por deriva genética, que es potencialmente más efectiva en poblaciones de apenas cien miembros o menos, o por la selección debida a inevitables diferencias en el ambiente ocupado por las aisladas. El resultado es un incremento de la varianza genética medida en todas las subpoblaciones. La precisa relación entre la divergencia de subpoblaciones y la varianza en genotipos fue expresada en primer lugar por el biólogo alemán S. Wahlund en 1928, por lo que se denomina a menudo principio de Wahlund:

$$\bar{p}^2 = \overline{p^2} - V_p$$

Aquí V_p es la varianza de la frecuencia *(p)* de un alelo dado para todas las subpoblaciones; $\bar{p}^2$ es la proporción de homozigotos que se esperarían a partir de la fórmula de Hardy-Weinberg después de una generación si todas las subpoblaciones se reunieran y se permitiera a sus miembros aparearse al azar; y $\overline{p^2}$ es la proporción media real de homozigotos en estado dividido, definido como

$$\frac{n_1p_1^2 + n_2p_2^2 + \cdots + n_kp_k^2}{n_1 + n_2 + \cdots + n_k} = \overline{p^2}$$

donde $n_1, n_2, \cdots$ son los números de individuos en cada una de las subpoblaciones y $p_1^2, p_2^2, \cdots$ son las frecuencias de homozigotos en las mismas poblaciones esperadas a partir del equilibrio de Hardy-Weinberg. Estas relaciones son válidas, por supuesto, sólo en el caso de un apareo al azar dentro de cada subpoblación y un aislamiento prácticamente total entre subpoblaciones. Cuando se añade la endogamia, la frecuencia de los homozigotos aún va más allá, como se ha indicado previamente. Si hay flujo de genes entre subpoblaciones, se reducen las diferencias entre ellas, su varianza conjunta de frecuencias génicas decrece y la frecuencia total de homozigotos declina de acuerdo con el principio de Wahlund:

$$\bar{p}^2 \doteq \overline{p^2} - V_p$$

Esta relación es especialmente válida en los análisis de la estructura de poblaciones sociales. Los grupos sociales cerrados forman subpoblaciones semiaisladas cuyas frecuencias génicas llegan a diferir tanto por desviación aleatoria como por adaptaciones a los ambientes locales.

En cualquier generación dada, la endogamia disminuye la proporción de heterozigotos (H_f) con respecto a la que se puede encontrar en una población comparable exogámica (H_o) en una cantidad igual al coeficiente de endogamia:

$$H_f = H_o(1 - f)$$

Por ejemplo, si el apareamiento en las poblaciones estuviera limitado a los primos ($f = 1/16$), la frecuencia de heterozigotos sería de $15/16$, la predicha por la fórmula de Hardy-Weinberg. Una segunda forma de reducir la heterozigosis se debe a la deriva genética. La disminución de heterozigosis llega a ser una función muy simple que puede derivarse del siguiente modo (Crow y Kimura, 1970). Buscamos la probabilidad de que dos gametos tengan alelos autozigóticos en un locus dado si son elegidos al azar en una población de N individuos en la generación $t - 1$ y que suelen formar uno de los N individuos en la próxima generación *(t)*. Es la suma de las dos probabilidades siguientes. La primera es la de que cualquiera de los $2N$ gametos producidos represente el mismo locus en el mismo cromosoma homólogo del individuo (estos dos necesitan combinarse en el mismo zigoto); la probabilidad es $1/(2N)$. La segunda es la probabilidad de que la fracción restante de $1 - 1/(2N)$ gametos contenga dos elegidos al azar que sean idénticos a causa de tener un antepasado común. Por definición, esta última probabilidad es f_{t-1}, el coeficiente de endogamia en la

generación $t - 1$. La suma de ambas probabilidades es, también por definición, f_t, el coeficiente de endogamia de la generación t:

$$f_t = \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N}\right) f_{t-1}$$

Ya que la heterozigosis H_t, en cualquier momento escogido t, es $H_o(1 - f_t)$, y que la heterozigosis H_{t-1} en el momento $t - 1$, es $H_o(1 - f_{t-1})$, podemos volver a escribir la ecuación anterior de la forma

$$H_t = \left(1 - \frac{1}{2N}\right)H_{t-1} = \left(1 - \frac{1}{2N}\right)^t H_o$$

En otras palabras, la cantidad de heterozigosis disminuye en cada generación en una fracción igual al recíproco del tamaño de la población. Este elemental resultado mantiene el apareamiento completamente al azar, incluyendo la posibilidad de autofecundación. Eliminar la última condición requiere fórmulas más complejas, pero el resultado cualitativo sigue siendo aproximadamente el mismo. En muchos grupos sociales cerrados que contienen un centenar de individuos o menos durante muchas generaciones, la pérdida de heterozigosis por deriva genética debe ser un factor significante.

La combinación de genes autozigóticos por pura casualidad debida al carácter finito del tamaño de la población puede verse como una forma de endogamia. El apareamiento preferencial dentro de una población de individuos relacionados (endogamia en el sentido convencional) puede considerarse como débilmente definitorio de subunidades divididas de las poblaciones en una jerarquía descendente de la organización de la población. Un cálculo del grado total de endogamia puede efectuarse a partir del conocimiento de la autozigosis del siguiente modo. La probabilidad de obtener dos alelos alozigóticos cuando son seleccionados al azar en la primera generación es $1 - 1/2N$; si la población ha sido fijada en N individuos para t generaciones, la probabilidad de alozigosis es $(1 - 1/2N)^t$. Independientemente, la probabilidad de obtener un par alozigótico frente a la endogamia es $1 - f$, siendo f el coeficiente de endogamia. Entonces, la probabilidad total de conseguir alelos alozigóticos en una sola elección es

$$1 - f_s = \left(1 - \frac{1}{2N}\right)^t \left(1 - f\right)$$

donde f_s es la suma de coeficientes endogámicos. Supongamos que un grupo social cerrado estuviera compuesto nuevamente a partir de cinco individuos seleccionados al azar de una gran población. Al cabo de cinco generaciones, ¿cuál sería el coeficiente de endogamia de una descendencia cuyos progenitores eran ante todo primos? Recordando que el f de la progenie de primos es $^1/_{16}$, vemos que

$$\begin{aligned} 1 - f_s &= \left(1 - \frac{1}{10}\right)^5 \left(1 - \frac{1}{16}\right) \\ &= 0{,}4982 \\ f_s &= 0{,}5018 \end{aligned}$$

En este caso el papel de la deriva genética pesa considerablemente más que el efecto del apareamiento entre consanguíneos; su gran influencia puede demostrarse en poblaciones con mil individuos o más. Este resultado sorprendente puede mostrarse ampliamente cierto en poblaciones sociales reales. Crow y Mange (1965), por ejemplo, hallaron que en la población hutterita el coeficiente de endogamia debido a deriva genética es muy importante, alrededor de 0,04, pero que este coeficiente debido a apareamientos consanguíneos es despreciable.

Resumiendo, un parámetro crucial a corto plazo de la evolución social es el tamaño y el grado de cerramiento del grupo. Hemos hablado de N o número de individuos de un grupo (o de la población que lo incluye) como si estuviera compuesto por igual número de cada sexo y todos con la misma capacidad de contribuir en la descendencia. Este estado ideal puede notarse en todas partes. En su lugar hace falta definir el *número efectivo de población:* número de individuos en una población ideal que se aparea al azar con una proporción 1:1 sexual que tendría la misma tasa de disminución de heterozigosis como la población real considerada. Típicamente, el número efectivo de población está muy por debajo del número real. Midiéndolo obtendremos una imagen más veraz del curso más probable de los sucesos microevolutivos dentro de la población. La fórmula del número efectivo de población *(N_e)* es:

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{4N_m} + \frac{1}{4N_f}$$

$$N_e = \frac{4N_m N_f}{N_m + N_f}$$

donde N_m y N_f es el número de machos y hembras, respectivamente, que contribuyen a la reproducción en una población real. La fracción $1/N_e$ es la probabilidad de que en una población real panmíctica de N_e individuos, cualquiera de ambos alelos elegidos al azar proceda del mismo individuo. (Nótese que se elige un alelo; entonces la probabilidad de que el siguiente alelo elegido proceda del mismo individuo es $1/N_e$). En la población real con N_m machos activos, la probabilidad de que un segundo gen proceda de un macho (y no necesariamente del mismo apareamiento), también es ½. La probabilidad de que ambos genes vengan de un macho *en particular* es

$$\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} \times \frac{1}{N_m} = \frac{1}{4N_m}$$

Simétricamente, la probabilidad de que ambos genes vengan de una hembra en particular es $1/(4N_h)$. Entonces, la probabilidad de que ambos genes procedan de un individuo aparte del sexo (definido en la población equivalente ideal por $1/N_e$) es la suma de $1/(4N_m) + 1/(4N_h)$. Una explicación más completa de la teoría básica y que tiene en cuenta no sólo la endogamia sino también las variaciones en los rasgos de fertilidad, ha sido presentada por Giesel (1971).

Los números efectivos de población en las pocas poblaciones medidas hasta ahora han resultado ser, por lo general, bajos. En el ratón doméstico *Mus musculus* son del orden de 10 o menores, con una dominancia masculina que ejerce una fuerte influencia depresiva (Lewontin y Dunn, 1960; DeFries y McClearn, 1970). El ratón de patas blancas *(Peromyscus maniculatus)* forma poblaciones territoriales relativamente estables, a pesar del flujo y reflujo de jóvenes emigrantes, y los números efectivos van de 10 a 75 (Rasmussen, 1964; Healey, 1967). Las ranas leopardo *(Rana pipiens)* estudiadas por Merrell (1968) presentaban unos valores de N_e comprendidos entre 48 y 102, que a causa de los fuertemente desiguales cocientes sexuales favorecedores de los machos, están muy por debajo de los números actuales de ranas adultas que pueblan los hábitats naturales. Tinkle (1965) estudió los lagartos *(Uta stansburiana)* de forma desusadamente cuidadosa, marcando y siguiendo el rastro de los jóvenes hasta que llegaban a la edad de reproducción. Encontró que N_e oscilaba entre 16 y 90 en seis poblaciones locales, con una media de 30; estos valores no se apartan demasiado de los censos actuales. A partir de censos no correctos, los vertebrados sociales en general parecen tener tamaños efectivos de población del orden de 100 o menos. Los insectos sociales parecen ser altamente variables desde este punto de vista. Las poblaciones de especies raras de hormigas, incluyendo los parásitos que moran en grutas y pantanos, hay ocasiones en que contienen menos de 1000 colonias, y el número efectivo de colonias es probablemente muy inferior (Wilson, 1963). Las poblaciones formadas por colonias de avispas son relativamente viscosas, con reinas fundadoras que a veces vuelven a las vecindades de su nacimiento y que incluso se asocian con hermanas en las fases de crecimiento de la colonia. Mi impresión acerca de los abejorros y de las abejas sin aguijón es que ni los machos ni las hembras viajan a través de grandes distancias, y la N_e de las poblaciones coloniales debe ser pequeña. En el caso de la mayor parte de hormigas y termes, la cuestión es más complicada. Los enjambres nupciales contienen a menudo inmensos números de individuos procedentes de cientos o miles de nidos, y algunos recorren distancias de cientos o miles de metros antes de aparearse. Supongo que N_e es frecuentemente muy superior a 100, y puede ser incluso mayor.

La general incidencia de las pequeñas tallas efectivas de las demes en los animales sociales las conduce a la distribución afrontada por el «modelo insular» de Sewall Wright (1943): una población dividida en demes muy pequeñas y afectada por la deriva genética que restringe la variación dentro de demes individuales pero la incrementa entre ellas. Semejante población sería concebiblemente más adaptable que una no dividida de igual tamaño, debido a su mayor variación genética. Cuando los genotipos de una deme fracasan, los de la siguiente pueden tener éxito, resultando al final una preservación de la especie. Como corolario, semejante población evolucionará también con mayor rapidez.

Ahora podemos preguntar, específicamente ¿cuál es el riesgo de estas poblaciones proveniente de una endogamia incrementada y una heterozigosis disminuida? La heterozigosis generalmente aumenta la viabilidad y la función reproductiva de los organismos. El caso extremo de la relación es la heterosis, o sea, la mejora temporal de la aptitud que resulta del masivo incremento en la frecuencia de heterozigotos sobre muchos loci procedentes del cruzamiento entre dos líneas. Wallace (1958, 1968) obtuvo esencialmente el mismo efecto irradiando una población de *Drosophila melanogaster* continuamente. En lugar de la esperada disminución en la población por mutaciones acumuladas letales y subvitales, obtuvo lo opuesto, es decir, suficientes números de estas mutaciones tenían efecto beneficioso en heterozigosis. Por supuesto, si un conjunto heterótico se reproduce, sus funciones declinan precipitadamente a causa del rápido paso de estados hetero a homozigóticos creados en parte de la población por recombinación mendeliana elemental. Incluso entonces, las poblaciones ordinarias mantienen altos niveles de loci heterozigóticos y cualquier aumento de la endogamia ocasionará una disminución de las funciones en la población media, parte de la cual se deberá a un incremento de la mortalidad por producción de más homozigotos letales. La teoría formal de esta disminución ha sido considerada por Crow y Kimura (1970), así como por Cavalli-Sforza y Bodmer (1971). La relación esencial puede establecerse del siguiente modo. Si algún rasgo, como tamaño, inteligencia, destreza motora, sociabilidad o cualquier otro, posee un grado de heredabilidad, y si algunos de los loci desarrolla o bien dominancia, o bien funciones heterozigóticas superiores, o ambas, la endogamia causará una disminución del rasgo en la población. Esta disminución afectará no sólo al rasgo de la población como un todo, sino a las funciones de un número creciente de individuos. Supongamos que en el caso de un sistema de dos alelos (a_1 y a_2), los fenotipos están formados por cierta cantidad del rasgo Y más alguna otra cantidad (A, $-A$ o D) que depende de qué alelos estén representados en las tres combinaciones diploides posibles. En caso de una cantidad f de endogamia, las combinaciones serán

GENOTIPO	a_1a_1	a_1a_2	a_2a_2
FRECUENCIA	$p_1^2(1-f)+pf$	$2p_1p_2(1-f)$	$p_2^2(1-f)+p_2f$
FENOTIPO	$Y-A$	$Y+D$	$Y+A$

El valor medio del rasgo *(Y)* es la suma de los productos de los valores y frecuencias fenotípicos:

$$\bar{Y} = Y + A(p_2 - p_1) + 2p_1p_2D - 2p_1p_2Df$$

El valor del rasgo disminuye pues en función lineal de la dominacia (*A* y *D*), de la superioridad heterozigótica (*D*) y del grado de endogamia (*f*). La relación se mantiene sólo donde no hay epistasis (interacción de alelos en diferentes loci). Al presentarse epistasis, la función no es lineal pero todavía decrece (figura 4-8). Un caso de depresión endogámica de un rasgo humano (perímetro torácico en varones) puede verse en la figura 4-9. Los estudios de Schull y Neel (1965), así como de otros, han demostrado efectos depresivos sobre todo en talla, capacidad neuromuscular y rendimiento académico. Un reciente estudio con niños procedentes de incesto en Checoslovaquia confirma los peligros de la endogamia extrema en seres humanos. Una muestra de 161 niños nacidos de madres que habían tenido relaciones sexuales con sus padres, hermanos o hijos arrojaron el siguiente balance: 15 nacieron muertos o fallecieron dentro del primer año de vida y más del 40 % adolecieron de diversos defectos mentales y físicos, incluyendo retraso mental intenso, enanismo, deformidades en corazón y cerebro, sordomudez, aumento del colon y anormalidades en el tracto urinario. En contraste, un grupo de 95 niños dados a luz por las mismas madres pero que no habían llevado a cabo relaciones incestuosas, estaban conformados muy aproximadamente al resto de la población. Cinco murieron durante el primer año de vida, ninguno presentó serias deficiencias mentales y sólo un 4,5 % exhibieron anormalidades físicas (Seemanova, 1972).

Además de una directa disminución en la competencia, la pérdida de heterozigosis reduce la capacidad de atenuar el desarrollo de estructuras contra las fluctuaciones del ambiente. Adicionalmente, una menor heterozigosis incrementa la posibilidad de producir variantes menos adaptativas tales como fenovariantes. Reduce en mayor proporción la diversidad genética de la descendencia, pérdida que puede redundar en la desaparición de líneas sanguíneas enteras e incluso de grupos sociales, cuando cambia el ambiente.

En vista de los claros peligros que comporta una homozigosis excesiva, no debería sorprendernos el hallazgo de grupos sociales capaces de desarrollar mecanismos de comportamiento que evitan el incesto. Estas constricciones deberían ser más marcadas en sociedades pequeñas y relativamente cerradas. El incesto, de hecho, es generalmente evitado en tales casos. Virtualmente todos los leones jóvenes, por ejemplo, dejan a las hembras del lugar donde nacieron y vagan como nómadas antes de unirse a las leonas de otro lugar. Algunas leonas jóvenes también se transfieren de este modo (Schaller, 1972). Un comportamiento muy similar es el seguido por muchos monos del Viejo Mundo (Itani, 1972). Incluso cuando los machos jóvenes permanecen con su tropa, raramente se aparean con sus madres, quizás a causa del rango inferior que ocupan con respecto a sus madres y a machos más viejos durante largos períodos de tiempo. En los grupos territoriales pequeños familiares de gibones de manos blancas *Hylobates lar*, el padre aleja a sus hijos del grupo cuando alcanzan la madurez sexual y las madres hacen lo propio con las hijas (Carpenter, 1940). Los jóvenes ratones hembras (*Mus musculus*) criados con sus progenitores tanto femeninos como masculinos, prefieren aparearse más tarde con machos de distinto linaje, por lo que

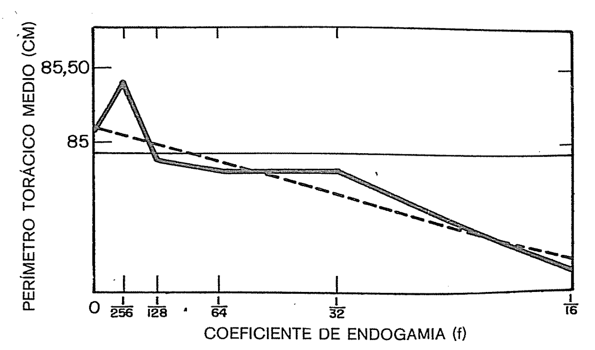


Figura 4-9

Depresión endogámica del perímetro torácico en hombres nacidos en la Provincia de Parma, al norte de Italia, entre 1892 y 1911. (De Cavalli-Sforza y Bodmer, 1971; después de Barrai, Cavalli-Sforza y Mainardi, 1964.)

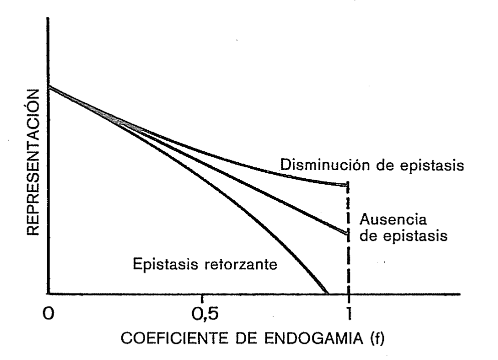


Figura 4-8

Disminución de la representación (o algún rasgo interesante) como función del grado de endogamia, en ausencia o presencia de epistasis. Al disminuir la epistasis conjuntamente con la homozigosis en loci separados, reduce el efecto en menor grado que la suma de reducciones cuando los loci son homozigóticos por separado; al reforzarse la epistasis los loci homozigóticos amplifican sus efectos entre sí. (De Crow y Kimura, 1970.)

rechazan a los más similares al padre. La discriminación se basa parcialmente en el olor. Los machos no efectúan tales elecciones (Mainardi, 1964; Mainardi y col., 1965; Kennedy y Brown, 1970). Efectos similares han sido más recientemente demostrados en ratas y cobayas (Marr y Gardner, 1965; Eisenberg y Kleiman, 1972). A pesar de semejante evidencia anecdótica, todavía no somos capaces de decir si la evasión del incesto en estos animales es una adaptación primaria en respuesta a la depresión endogámica o simplemente un afortunado producto secundario de la conducta de dominación que confiere otras ventajas para los individuos. Es preciso volver la vista hacia los seres humanos para encontrar modelos de comportamiento asociados únicamente a tabús incestuosos. El proceso más básico parece ser lo que Tiger y Fox (1971) han denominado exclusión de los lazos. Profesores y estudiantes encuentran difícil llegar a ser colegas incluso después de que los segundos igualen o sobrepasen a los primeros; madres e hijas difícilmente cambian el tono de sus relaciones originales. Padres e hijas, madres e hijos y hermanos y hermanas ven como exclusivos sus lazos primarios, y los tabús incestuosos son virtualmente universales en las culturas humanas. Estudios realizados en los kibbutzim de Israel, el último de los cuales debido a Joseph Shepher (1972), han demostrado que la exclusión de los lazos entre edades semejantes no depende del parentesco. De los 2769 matrimonios registrados, ninguno se produjo entre miembros del mismo kibbutz que habían permanecido juntos desde el nacimiento. Ni siquiera se dieron casos de actividad heterosexual, a pesar de que no se tomaron medidas formales o informales para prevenirla.

En resumen, los grupos de pequeño tamaño y la endogamia que los acompaña favorece la evolución social, pues hay una alianza entre los miembros del grupo por parentesco y el altruismo se hace aprovechable mediante la promoción de genes autozigóticos (y en consecuencia, de los genes propios) entre los receptores del altruismo. Pero la endogamia reduce la aptitud individual y pone en peligro la sobrevivencia del grupo por depresión de funciones y pérdida de adaptabilidad genética. Presumiblemente, el grado de sociabilidad es, hasta cierto punto, el resultado evolutivo de estas dos tendencias selectivas opuestas. ¿Cómo deben ser traducidas las fuerzas en componentes de aptitud y luego eliminadas de los mismos modelos de selección? Este lógico paso siguiente no parece factible en la actualidad y se erige como uno de los más importantes desafíos de la teoría de Genética de poblaciones. Algunos de los pocos elementos necesarios para la solución se ofrecerán en el análisis de la selección de grupo del capítulo 5.

APAREAMIENTO ORDENADO Y DESORDENADO

El apareamiento ordenado u homogamia es el apareamiento no aleatorio de los individuos que se parecen entre sí en uno o más rasgos fenotípicos. Las parejas humanas, por ejemplo, tienden a aparearse de acuerdo con las similitudes en tamaño e inteligencia. El número de quetas esternopleurales, que puede simplemente reflejar el tamaño total, y ciertas combinaciones de inversiones cromosómicas se ha visto que están asociados con el apareamiento ordenado en *Drosophila* (Parsons 1967; Wallace, 1968). En las gallinas domésticas y en el ratón de patas blancas *(Peromyscus maniculatus)*, las variantes de color prefieren su propio tipo (Blair y Howard, 1944; Lill, 1968). El apareamiento ordenado puede basarse en el reconocimiento del parentesco, en cuyo caso sus consecuencias son idénticas a las de la endogamia. O puede basarse estrictamente en el apareamiento de los fenotipos parecidos, ya sea sin referencia al parentesco o en conjunción con la supresión del incesto, como en el caso de los seres humanos. El apareamiento ordenado «puro» del último tipo tiene efectos similares a los de la endogamia, pero tiene como consecuencia un paso menos rápido a la homozigosis, afectando sólo a aquellos loci implicados en el rasgo homogámico o estrechamente ligados a él (mientras que la endogamia afecta a todos los loci) y, en el caso de herencia poligénica, causa un aumento de la varianza.

Los experimentos con *Drosophila* han establecido que cuando la homogamia está artificialmente impuesta en poblaciones en cautividad durante muchas generaciones, las líneas resultantes tienden a mantenerse en el futuro. Las bases de la discriminación son desconocidas pero podría demostrarse por la capacidad de los miembros de distintas líneas endogámicas de reconocer su propia clase (Parsons, 1967; Hay, 1972). Así pues, la selección disruptiva, concebiblemente originada por una desventaja selectiva de los fenotipos intermedios, puede conducir a un apareamiento ordenado y a una aceleración de la divergencia en los rasgos que evolucionan. El extremo resultado final pudiera ser el origen simpátrida de dos o más nuevas especies. La homogamia también puede reforzar la divergencia de poblaciones aisladas en el curso de la especiación geográfica convencional. Un sugestivo ejemplo fue revelado por los experimentos de Godfrey con ratas de agua *(Clethrionomys glareolus)*. Los individuos tomados de tierra firme en Gran Bretaña y de tres islas preferían a los miembros de sus propias poblaciones cuando podían escoger, y fueron capaces de discriminación en base únicamente al olor. Cuando no podían elegir, se apareaban con miembros de otras poblaciones originando descendencia fértil (Godfrey, 1958).

El apareamiento desordenado se ha documentado menos veces en la naturaleza que el ordenado y en un número desproporcionado de ejemplos ha implicado polimorfismos cromosómicos y génicos en los insectos (Wallace, 1968). Los efectos del apareamiento desordenado son, por supuesto, generalmente lo contrario de los causados por el ordenado. En sistemas poligénicos aditivos hay una tendencia a «colapsar» la variación hacia la media. Sin embargo, en el caso de polimorfismo genético, la diversidad es preservada e incluso estabilizada, pues los fenotipos más escasos son los beneficiarios del apareamiento preferencial y los genotipos correspondientes tenderán a aumentar hasta que se pierda la ventaja de la escasez.

A causa de su tratabilidad matemática y aplicaciones poten-

ciales, el apareamiento no aleatorio ha sido perenne tema favorito de los genetistas de poblaciones. Han contribuido con éxito las monografías más detalladas y avanzadas de Crow y Kimura (1970), Wright (1969), y Karlin (1969), por este orden.

CRECIMIENTO DE POBLACIONES

La selección natural puede considerarse simplemente como el incremento diferencial de alelos dentro de una población. No importa que la población, globalmente, aumente, disminuya o permanezca estable. A medida que un alelo aumenta con relación a otro, la población evoluciona. De hecho, una población puede estar evolucionando con rapidez, respondiendo a la selección natural y por tanto, «adaptándose», al mismo tiempo que se está extinguiendo. La conceptualización y medida del crecimiento, es el punto de reunión de la Genética de poblaciones y la Ecología.

La tasa de crecimiento de una población es la diferencia entre la tasa de adición de individuos debida a nacimiento e inmigración y la tasa de sustracción debida a muerte y emigración:

$$\frac{dN}{dt} = B + I - D - E$$

donde N es el tamaño de la población y B, I, D, E son las tasas en que los individuos nacen, inmigran, mueren y emigran. Una sociedad incluso casi cerrada, comprende una población en que todas estas cuatro tasas son significativas. En poblaciones mayores, sin embargo, incluyendo el conjunto de todas las sociedades conespecíficas que constituyen una población dada, puede modelarse un esfuerzo realista empezando por establecer que $I = E = 0$ (ningún individuo entra ni sale de la población) y variando B y D, las tasas de natalidad y mortalidad. En el modelo más simple de crecimiento exponencial, se supone que existen algunas fertilidades medias y probabilidades por término medio de muerte a lo largo de todos los individuos de la población. Esto significa que B y D son proporcionales al número de individuos (N). En otras palabras, $B = bN$ y $D = dN$, donde b y d son las tasas medias de natalidad y mortalidad por individuo y por unidad de tiempo. Entonces

$$\frac{dN}{dt} = bN - dN$$
$$= (b - d)N = rN$$

donde r $(= b - d)$ es la tasa intrínseca de aumento (o «parámetro malthusiano») de la población en aquellos tiempo y lugar. La solución de la ecuación es

$$N = N_o e^{rt}$$

donde N_o es el número de organismos de la población en el instante en que iniciamos nuestras observaciones (que puede ser cualquier punto en el tiempo según convenga), y t es el tiempo transcurrido desde este inicio. Las unidades de tiempo elegidas (horas, días, años o las que sean determinan el valor de r. (El símbolo r no debe confundirse con el mismo utilizado para designar el coeficiente de relación. El hecho de que se haya utilizado igual letra en dos parámetros principales es uno de los inconvenientes resultantes de las historias durante mucho tiempo separadas de la Ecología y de la Genética).

Teóricamente, cada población presenta un medio ambiente óptimo, físicamente ideal, con espacio y recursos abundantes, libre de depredadores y competidores, etc., donde su r alcanzaría el máximo valor posible. Formalmente, este valor se designa a veces por r_{max} o máxima tasa intrínseca de aumento. Por supuesto que las tasas de aumento actualmente logradas en la gran mayoría de ambientes menos que perfectos está muy debajo de r_{max}. Por ejemplo, aunque los valores notados de r en la mayoría de poblaciones humanas son muy altos, lo suficiente como para crear la explosión demográfica normal, todavía son varias veces más pequeños que r_{max}, el valor de r que podría obtenerse si los seres humanos realizaran un máximo esfuerzo reproductivo en un ambiente muy favorable. Los valores de r varían enormemente entre las especies. Casi todas las poblaciones humanas aumentan a un ritmo del 3 % o menos por año ($r = 0{,}03$ por año). El valor de r en poblaciones de rhesus no restringidas oscila alrededor de 0,16 por año, mientras que en la prolífica rata de alcantarilla es de 0,015 *por día*.

Ya que cualquier valor de r por encima de cero producirá eventualmente más individuos de la especie que átomos hay en el universo visible, el modelo de crecimiento exponencial es por supuesto, incompleto. El problema radica en el supuesto implícito de que b y d sean constantes y que sus valores sean independientes de N. Un nuevo postulado realista es que b y d sean funciones de N, digamos para simplificar las cosas, funciones lineales:

$$b = b_o - k_b N$$
$$d = d_o + k_d N$$

En este caso, b_o y d_o son los valores aproximados a medida que la población se hace muy pequeña, k_b es la pendiente de la disminución de la tasa de natalidad y k_d es la pendiente del aumento para la tasa de mortalidad. La ecuación establece que la tasa de natalidad disminuya y que la de mortalidad aumente a medida que se incrementa la población, siendo ambos asertos plausibles por haberse tomado de algunas especies en la naturaleza. Sustituyendo los nuevos valores de b y d en el modelo:

$$\frac{dN}{dt} = [(b_o - k_b N) - (d_o + k_d N)]N$$

Esta es una forma de la ecuación básica para el crecimiento logístico de poblaciones. Nótese que cuando b se hace igual a d, la población alcanza un tamaño estable. O sea, la población puede mantenerse por sí misma a un valor de N tal que

$$b_o - k_b N = d_o + k_d N$$

$$N = \frac{b_o - d_o}{k_b + k_d}$$

Este particular valor de N se denomina capacidad de transporte del ambiente y normalmente se representa por K. Para cualquier valor de N menor que K la población crecerá y para cualquiera que sea mayor, disminuirá, produciéndose cambios hasta que se alcance K (figura 4-10). Según esto

$$K = \frac{(b_o - d_o)}{(k_o + k_d)}$$

y

$$r = b_o - d_o$$

y sustituyendo estas expresiones en la ecuación logística diferencial, obtendremos

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(\frac{K - N}{K}\right)$$

Esta es la forma familiar de la ecuación logística para el crecimiento y regulación de las poblaciones animales. Usualmente la ecuación se establece de esta forma y luego se definen y discuten las constantes con referencia a su posible significado biológico. La deducción dada aquí revela las bases intuitivas del modelo.

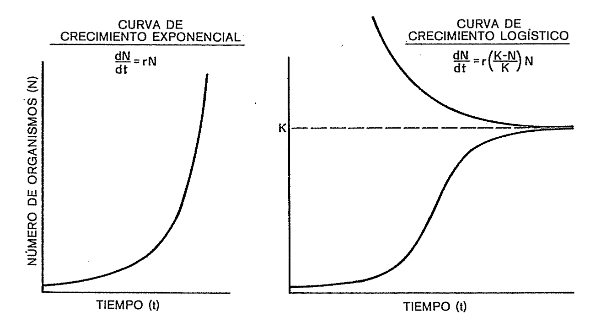


Figura 4-10

Dos ecuaciones básicas para el crecimiento y regulación de las poblaciones (escritas como ecuaciones diferenciales) y las soluciones de las ecuaciones (representadas por curvas). Se muestran dos curvas logísticas, una que empieza por encima de K y desciende hacia la asíntota y la otra que empieza cerca de cero y asciende hacia la misma asíntota.

Para cualquier valor de N menor o igual que K, la solución de la ecuación proporciona una curva simétrica en S aumentando N a medida que transcurre el tiempo, con una tasa máxima de crecimiento de la población («rendimiento máximo») en $K/2$. Algunas poblaciones de laboratorio se ajustan bien a la pura logística, mientras que unas pocas poblaciones naturales pueden ajustarse al menos empíricamente. Schoener (1973) ha demostrado recientemente que al menos en una circunstancia, representada por la limitación del crecimiento poblacional por competición de individuos luchando en la obtención de recursos en oposición a la competición por interferencia directa, no puede esperarse que la curva de crecimiento tenga forma de S. En su lugar girará hacia arriba y volverá a aproximarse a la asíntota. Wiegert (1974) ha diseñado otros refinamientos para hacer más realista el modelo básico.

DEPENDENCIA DE LA DENSIDAD DE POBLACIÓN

¿Por qué debieran esperarse valores de la capacidad de transporte K particulares, asintóticamente o de otra forma, permaneciendo allí la población? Los ecólogos distinguen a menudo efectos independientes de la densidad y efectos dependientes de ella en el ambiente. Un efecto independiente de la densidad altera las tasas de natalidad, mortalidad o migración, o las tres, sin que su impacto se vea influenciado por la densidad de población. Como resultado, no se regula el tamaño de la población en el sentido de tender a mantenerse próximo a K. Imaginemos una isla cuya mitad meridional se ve súbitamente blanqueada por las cenizas de una erupción volcánica. Todos los organismos de esta parte de la isla, lo que representa más o menos el 50 % de los totales en cada población, son destruidos. Sin lugar a dudas, la erupción ha significado un potente factor de control, pero su efecto es independiente de la densidad. Ha reducido todas las poblaciones en un 50 % sin importar sus densidades en el momento de la erupción y por tanto, no podría servir por su capacidad reguladora. La mayor parte de depresiones de la población independientes de la densidad pueden atribuirse a cambios súbitos y severos en la climatología. Las publicaciones dedicadas a Ornitología, Historia Natural y vida silvestre están llenas de anécdotas sobre terribles tormentas que eliminaron a la mayor parte de jóvenes en las poblaciones locales de aves zancudas, heladas intensísimas que provocaron una hecatombe en las poblaciones de pequeños mamíferos, un incendio destructor que asoló un pastizal, etc. Una importante consideración teórica es que las poblaciones cuyo crecimiento está exclusivamente gobernado por efectos independientes de la densidad, está condenada más

tarde o más temprano a la extinción. El motivo es que, a no ser que existan controles permanentes dependientes de la densidad que guíen el tamaño de la población hacia K, este tamaño oscilará al azar. Puede alcanzar niveles muy altos durante un tiempo, pero eventualmente volverá a descender. Si no hay controles dependientes de la densidad para acelerar su crecimiento a niveles superiores, puede que llegue a cero. La población independiente de la densidad es como un tahur que se enfrenta a un oponente infinitamente más poderoso, que en este caso es el ambiente. El ambiente nunca puede vencerse, al menos no de una forma en que la población se asegure la inmortalidad. Pero la población, estando compuesta por un número finito de organismos, será vencida por ella misma hasta la extinción. Por esta razón los biólogos creen que la mayoría de poblaciones existentes poseen algún tipo de controles dependientes de la densidad que las preservan de la extinción.

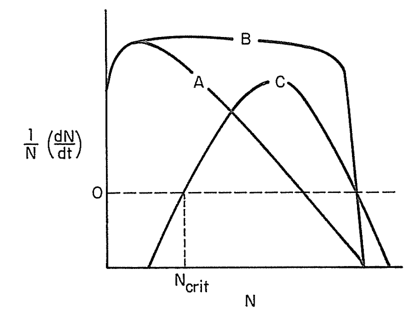


Figura 4-11
Tres formas de relaciones dependientes de la densidad en la tasa individual de crecimiento (dN/Ndt) *de las poblaciones.* (A) *es la curva asociada con un grado relativamente fino de control,* (B) *es la esperada cuando el control es tosco o al menos abrupto cerca del equilibrio* (dN/dt = 0), *y* (C) *es una forma peculiar esperada en especies altamente sociales.*

¿Cuáles son estos controles dependientes de la densidad? En primer término, consideremos las diversas formas del efecto cuantitativo que ejercen. La curva A de la figura 4-11 es la que intuitivamente esperaríamos estar asociada con un fino grado de control en las poblaciones no sociales. En números de población demasiado bajos, el apareamiento pudiera resultar difícil y la tasa de crecimiento por individuo sería correspondientemente reducida. Con un ligero incremento de N, esta dificultad se remedia y la población, bendecida por recursos temporalmente ilimitados y ligeros controles de otras clases, alcanza su más elevada tasa de crecimiento. A medida que N crece, sin embargo, los controles dependientes de la densidad empiezan a ejercer otros efectos, decelerando continuamente la población a medida que se aproxima a K. Esta es la forma de dependencia de la densidad sugerida en el modelo logístico elemental. La curva B representa a una población con un control menos sensible. Crece hasta las proximidades de lo justo hasta K, y luego el control lo ejerce ella misma de forma abrupta. Este efecto es producido por muchos sistemas territoriales y por carestía de ciertos tipos de lugares donde anidar y de reservas nutritivas. La curva C es lo que podría esperarse de una especie altamente social en la que una masa crítica de individuos (N_{crit}) debe obtenerse si la población ha de sobrevivir. El incremento subsecuente en la población induce un aumento de la tasa de crecimiento, quizás para un intervalo sustancial de N, antes de que empiece la inevitable regresión en la tasa de crecimiento.

Una sorprendente diversidad de respuestas biológicas han sido identificadas como controles dependientes de la densidad. La mayor parte de ellos están implicados de una u otra forma en el comportamiento social y buena parte del mismo es comprensible sólo con referencia al papel que juega en el control de la población. Esta generalización se ampliará en la breve anotación siguiente de las principales clases de controles.

Emigración

La respuesta simple más extendida para aumentar la densidad de población a lo largo del reino animal es la inquietud y la emigración. Las hidras producen una burbuja bajo su disco peduncular y flotan (Lomnicki y Slobodkin, 1966). Las hormigas de los faraones *(Monomorium pharaonis)* retiran a su prole de las celdillas del nido, se arraciman febrilmente por la superficie de éste y parten hacia los nuevos lugares descubiertos por las obreras exploradoras (Peacock y Baxter, 1950). Los ratones *(Mus, Peromyscus)* aumentan ampliamente su nivel de actividad locomotriz y empiezan a explorar más allá de sus refugios acostumbrados. Cada área de distribución superpoblada de aves canoras y roedores contiene poblaciones flotantes consistentes en individuos sin territorio que viven una existencia peligrosamente errabunda a lo largo de las márgenes de sus hábitats predilectos. Hay veces en que los movimientos se hacen directos y anormalmente persistentes, rasgo que alcanza un extremo evolutivo en las «marchas» de los lemings. Tal como Christian (1970), Calhoun (1971) y otros han destacado repetidas veces, los vagabundos son los jóvenes, los subordinados y los enfermizos, es decir, los «perdedores» en el ámbito territorial de los lugares óptimos de permanencia. Sin embargo, estos parias de la tierra no están necesariamente condenados a muerte; las circunstancias simplemente los han forzado a la próxima estrategia disponible que es «obtener lo que sea mientras sea bueno», buscando con la posibilidad de encontrar un ambiente menos poblado. De hecho, muchos individuos tienen éxito en el intento y como resultado juegan un papel clave en el aumento del tamaño total de la población,

extendiendo el área de distribución y quizás incluso abriendo camino a la adaptación genética hacia nuevos hábitats (Lidicker, 1962; Christian, 1970; G. C. Clough en Archer, 1970).

Algunos insectos responden a la acumulación padeciendo cambios de fase a través de una o dos generaciones. El fenómeno está muy extendido en las polillas noctuidas, donde está asociado a un rápido refuerzo y estallido de las especies oportunistas. Cuando las orugas de las hojas de algodón *Spodoptera littoralis* se acumulan, se hacen más oscuras, activas y producen adultos menores (Hodjat, 1970). Las acumulaciones de adultos en muchas especies de áfidos hacen que desarrollen alas, cambien la partenogénesis por la reproducción sexual y vuelen hacia nuevas plantas huésped. Sin embargo, los cambios de fase más espectaculares y las emigraciones se producen en las «plagas» de langosta, que consisten en muchas especies de antenas cortas de langostas que se encuentran en las regiones áridas de todo el mundo. Cuando estos insectos se acumulan durante los períodos de máxima población, sufren un cambio de fase que necesita de tres generaciones, desde la fase *solitaria* pasando por la *transitoria* de la segunda generación hasta la *gregaria* de la tercera. Los productos adultos finales tienen un color más oscuro y débil, con alas más largas, presentan más grasas corporales y menos agua, siendo más activos. En resumen, son máquinas voladoras superiores. Del mismo modo, sus cromosomas desarrollan más quiasmas durante la meiosis, lo que causa una mayor tasa de recombinación y, presumiblemente, una superior adaptabilidad genética. Finalmente, tanto las ninfas como los adultos son muy gregarias, uniéndose con rapidez hasta crear las inmensas plagas. Una vez en movimiento, las langostas adultas persisten en él durante largas distancias. Las nubes frecuentemente vuelan intactas de Eritrea hasta la isla de Socotra cubriendo 220 km de mar abierto. Cuando el viento las ayuda, unos pocos individuos abandonan la costa oeste de África y toman tierra en las Azores, a una distancia de 1900 km. Muchos aspectos de la biología de la langosta están tratados por Waloff (1966), Norris (1968), Nolte y col., (1969, 1970) y Haskell (1970).

Tensión y agotamiento endocrino

En 1939 R. G. Green, C. L. Larson y J. F. Bell observaron un hundimiento poblacional en la liebre americana *(Lepus americanus)* en Minnesota, obteniendo una notable conclusión al respecto. Dedujeron que la causa primaria era patológica, una hipoglucemia idiopática mediada por hormona que puede identificarse por daños en el pelaje y perturbaciones en muchos aspectos del metabolismo de los hidratos de carbono. La implicación fue que cuando las condiciones son de acumulación persistente, las liebres sufren una respuesta endocrina excesiva de la que no pueden recuperarse. Incluso cuando los individuos recogidos durante la disminución de la población se situaron en condiciones de laboratorio favorables, vivieron por corto tiempo. Muchos fisiólogos de vertebrados y ecólogos han explorado subsecuentemente el efecto de la acumulación y la interacción agresiva del sistema endocrino. Han especulado también con las múltiples formas en que las respuestas fisiológicas endocrinamente mediadas pueden servir como controles dependientes de la densidad incrementando la mortalidad y la emigración, disminuyendo la natalidad y retardando el crecimiento. Entre las mejores síntesis sobre el tema cabe destacar las de Christian (1961, 1968), Etkin,, ed. (1964), Esser, ed. (1971), Turner y Bagnara (1971) y von Holst (1972a). En general, al aumentar la densidad de población aumenta la tasa de interacciones individuales, y este efecto dispara una compleja secuencia de cambios fisiológicos: actividad adrenocortical incrementada, depresión en la función reproductora, inhibición del crecimiento, inhibición de la maduración sexual, resistencia disminuida a las enfermedades e inhibición del crecimiento en los jóvenes aparentemente causado por una lactancia deficiente. La muerte causada por la tensión puede producirse hipotéticamente en cucarachas. Los machos de *Naupheta cinerea* que pierden sus encuentros agresivos con otros machos y se ven forzados a un status de subordinación, tienden a morir pronto incluso en ausencia de perjuicios o inanición visibles (Ewing, 1967). Las bases fisiológicas precisas y el tipo de mediación endocrina, de existir, no se conocen. La posible existencia de un síndrome de tensión como el de los vertebrados ha sido raramente estudiada en insectos y otros invertebrados, constituyendo un prometedor tema de experimentación.

Fertilidad reducida

Una relación inversa entre densidad de población y tasa de natalidad ha sido mostrada en poblaciones cautivas y libres de muchas especies de insectos, aves y mamíferos (Lack, 1966; Clark y col., 1967; Solomon, 1969). Las tasas de reproducción por división de los protistos y otros invertebrados inferiores invariablemente declinan en cultivos de laboratorio si otros factores limitantes son eliminados y los organismos pueden multiplicarse a su aire. Best y col., (1969) trazaron el control en la planaria *Dugesia dorotocephala* en forma de una secreción liberada por los animales en el agua circundante. En el ratón doméstico *(Mus musculus)*, una especie probablemente típica de los roedores en su dinámica de poblaciones, el descenso de la tasa de natalidad en poblaciones de laboratorio se vio que era debido a una fertilidad disminuida de las hembras maduras, inhibición de la maduración y mortalidad intrauterina aumentada (Christian, 1961). De hecho, existen medios casi ilimitados por los cuales la acumulación puede reducir la fertilidad. Los colombófilos saben que cuando las aves están demasiado agrupadas, los machos interfieren entre sí en los intentos de copulación y la fertilidad de las hembras decrece. Un efecto similar ha sido revelado por Adler y Zoloth (1970) en ratas hembras. La estimulación mecánica causada por repetidas cópulas inhibe el transporte de esperma y reduce el porcentaje de embarazos.

Inhibición del desarrollo

El cuidado paterno y el desarrollo de los jóvenes son complejos y frágiles procesos sujetos a las interferencias dependientes de la densidad en cualquier etapa. Las famosas colonias de ratas de alcantarilla de John B. Calhoun cesaban de reproducirse cuando la población alcanzaba densidades anormalmente elevadas, sobre todo porque las hembras no llegaban a construir nidos completos, haciendo que las crías abandonaran sus refugios prematuramente. Como resultado, la mortalidad de los jóvenes alcanzaba entre el 80 y el 96 % en dos series de experimentos (Calhoun, 1962a, b). El crecimiento también se retrasaba en las colonias densas, fenómeno muy extendido en cuanto a control dependiente de la densidad en otros tipos de animales. En *Animal aggregations* (1931), Allee mencionó muchos casos semejantes entre invertebrados y vertebrados de sangre fría. Aventuró la hipótesis de la existencia de factores específicos para cada especie que podrían separarse con experimentos adecuados, pero la cuestión no ha sido perseguida con avidez por otros investigadores más recientes. Una excepción fue la de Richards (1958) quien, dándose cuenta de que la inhibición del crecimiento en renacuajos de *Rana pipiens* en cultivos excesivamente aglomerados se debe a la contaminación de las aguas, atribuyó el efecto inhibidor a un peculiar tipo de célula contenido en las heces. Ciertos tipos de plantas liberan sustancias tóxicas que sirven para inhibir el crecimiento de los miembros menores de su propia especie (Whittaker y Feeney, 1971).

Infanticidio y canibalismo

Las olominas *(Lebistes reticulatus)* son bien conocidas por la estabilización de sus poblaciones en acuario mediante la devoración del exceso de jóvenes. En un experimento, Breder y Coates (1932) empezaron por dos colonias, una por debajo y otra por encima de la capacidad de transporte, introduciendo una sola hembra grávida en un acuario y 50 individuos mezclados en otro similar. Ambas poblaciones llegaron a constar de 9 individuos y se estabilizaron, ya que todos los jóvenes que sobraban fueron devorados. El canibalismo es común en los insectos sociales, donde sirve como un medio de conservar nutrientes así como de preciso mecanismo para la regulación del tamaño de la colonia. Las colonias de todas las especies de termes investigadas hasta la fecha devoran con prontitud a sus propios muertos y heridos o dañados. El canibalismo es, de hecho, tan penetrante en termes que puede considerarse como una forma de vida. Cuando hay una reproducción supernumeraria en *Kalotermes flavicollis* en condiciones de laboratorio, pronto son separadas y devoradas por las obreras (Lüscher, 1952). Las reproductoras aladas de *Coptotermes lacteus* que se han visto imposibilitadas para abandonar el nido en un vuelo nupcial común, son eventualmente asesinadas y consumidas por las obreras (Ratcliffe y col., 1952). En general, cuando alguna obrera llega a un nido perteneciente a una colonia de la misma especie, primero es inutilizada mediante un bocado de un soldado y luego, devorada. Cook y Scott (1933) vieron que el canibalismo es intenso en colonias de *Zootermopsis angusticollis* cuando son mantenidas con una dieta de celulosa pura y por tanto, privadas de proteínas. Al añadírsele suficientes cantidades de caseína, el canibalismo descendió hasta casi cero. El consumo de estados inmaduros es común en los Himenópteros sociales. En las colonias de hormigas, todos los huevos, larvas y pupas dañados son rápidamente consumidos. Cuando las colonias no tienen comida, las obreras empiezan a atacar también a la progenie sana. De hecho, existe una relación directa entre el hambre de la colonia y el consumo de progenie necesario que permite que las funciones reproductivas constituyan normalmente un plato de emergencia para mantener vivas a la reina y a las obreras. En las hormigas amazonas del género *Eciton*, el canibalismo ha sido adaptado en apariencia con vistas a la determinación de castas. De acuerdo con Schneirla (1971), la mayor parte de larvas de la generación sexual (la destinada a transformarse en machos y hembras) es devorada por las obreras. Las proteínas son convertidas en cientos o miles de machos y en la mayor parte de reinas vírgenes. Parece deducirse pero está lejos de comprobación que las larvas de hembras son determinadas como reinas merced a su dieta especialmente rica en proteínas. Otros grupos de hormigas, abejas y avispas muestran igualmente intrincados modelos de canibalismo especializado, tema que ha sido estudiado en detalle por Wilson (1971a).

Los leones machos nómadas de las llanuras del Serengeti invaden con frecuencia los territorios y expulsan o matan a los machos residentes. Los pequeños leones también son asesinados a veces y devorados durante las disputas territoriales (Schaller, 1972). Las densidades elevadas de población en los langures *(Presbytis entellus, P. senex)* desarrollan un modelo similar de agresión masculina. Los machos y sus harenes están sujetos al hostigamiento por parte de los grupos periféricos de machos, que a veces tienen éxito en incluir a uno de ellos en la posición del macho residente. La mortalidad infantil es muy grande como resultado directo de las perturbaciones. En el caso de *P. entellus*, los jóvenes son asesinados por el usurpador (Sugiyama, 1967; Monhot, 1971; Eisenberg y col., 1972).

También es verdad que los jóvenes de algunos vertebrados se matan y devoran entre sí. La acumulación en las salamandras provoca canibalismo entre las larvas acuáticas. Los vencedores crecen según tasas mayores consumiendo las larvas más pequeñas que de todas formas perecerían por inanición o por los efectos patológicos de la superpoblación. Consecuentemente, en la metamorfosis algunos individuos son mayores y están mejor adaptados al ambiente terrestre en que entran, ya que su mayor tamaño les proporciona un superior coeficiente volumen/superficie, así como una mayor resistencia a la desecación (Gehlbach, 1971). Un proceso muy similar se da en las lagunas superpobladas por *Micropterus dolomieu* (Langlois, 1936).

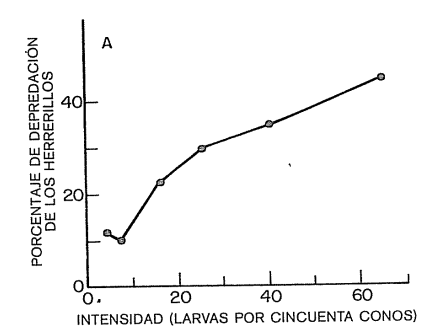
Competición

La competición se define por los ecólogos como una demanda activa por parte de dos o más organismos con respecto a un recurso común. Cuando el recurso no basta para satisfacer los requerimientos de todos los organismos, se convierte en un factor limitante del crecimiento de la población. Cuando además, la escasez de recursos limita el crecimiento con severidad creciente a medida que los organismos se hacen más numerosos, la competición es, por definición, uno de los factores dependientes de la densidad. La competición puede darse entre miembros de la misma especie (competición intraespecífica) o entre individuos pertenecientes a distintas especies (competición interespecífica). Estos procesos pueden servir a modo de controles dependientes de la densidad para una especie dada, aún cuando la regulación más precisa del tamaño de la población probablemente ocurra cuando la competición sea en primer lugar específica. Las técnicas competitivas son extremadamente diversas y serán exploradas con mayor plenitud en un capítulo posterior relativo a territorio y agresión. Un animal que dispute agresivamente con otro un trozo de alimento está obviamente compitiendo. Es lo mismo que otro animal que señaliza su territorio con un olor, incluso cuando los otros animales evitan el territorio sólo por el olor y sin haber visto jamás al propietario del territorio. La competición también incluye la utilización de recursos en detrimento de otros organismos, ya sea con interacciones de comportamiento agresivo o no. Una planta, tomando un caso extremo, puede absorber fosfatos por las raíces a expensas de sus vecinos, o impedirles la llegada de rayos solares haciéndoles sombra con sus hojas.

Por el momento será útil clasificar la competición en dos apartados muy amplios; lucha y disputa (Nicholson, 1954). La primera es explotadora. El ganador es quien utiliza el recurso antes, sin respuestas de comportamiento específicas hacia los otros competidores que puedan estar en la misma zona. Podría ser la lucha de unos muchachos por apropiarse de unas monedas que yacen en el suelo delante suyo. Si los chicos se levantan y pelean, quedándose el ganador con todas las que hay en un cierto radio, el proceso sería de competición por disputa. Ejemplos de este comportamiento último, más animal, son el territorialismo y las jerarquías de dominación. La teoría de la competición es un campo relativamente avanzado de la investigación ecológica; revisiones recientes e importantes incluyen a las de Levins (1968), Pielou (1969), May (1973) y Schoener (1973).

Depredación y enfermedad

Ya que sus números pueden contarse, depredadores y parásitos ejercen los efectos dependientes de la densidad más fácilmente cuantificables (véase la figura 4-12). A medida que las poblaciones locales de especies huésped aumentan en número, sus enemigos son capaces de encontrar y abatir individuos con una frecuencia superior. Esta «respuesta funcional», como la llaman los ecólogos (Holling, 1959), es mejorada en los casos en que los parásitos y depredadores migran hacia los puntos de mayor densidad. Alternativa o concurrentemente, parásitos y depredadores pueden ejercer su influencia sobre las víctimas mediante una «respuesta numérica» a largo término, en la que sus propias poblaciones constituidas a través de dos o más generaciones gracias a la mayor sobrevivencia y fecundidad están mantenidas por un mejor suministro alimentario.



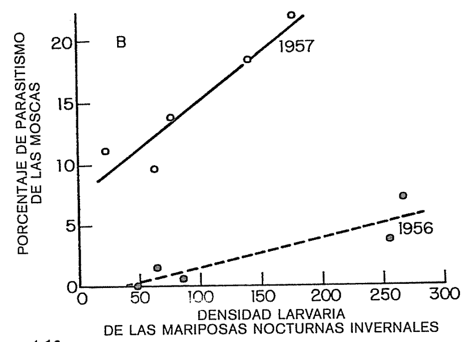


Figura 4-12

Depredación dependiente de la densidad y enfermedad en insectos. (A) *intensidad de depredación por parte del herrerillo común* (Parus caeruleus) *sobre la mariposa nocturna eucosmida* Ernarmonia conicolana, *que aumenta con la densidad de población de ésta; los datos proporcionados sobre porcentaje de depredación se refieren a poblaciones de árboles individuales (Gibb, 1966).* (B) *intensidad de parasitismo fatal por parte de la mosca taquínida* Cyzenis albicans *sobre la mariposa nocturna invernal* Operophtera bruceata, *que aumenta con la densidad de ésta última; los datos mostrados abarcan dos años. (De Hassell, 1966.)*

Esta relación de gobierno es potencialmente recíproca. A medida que la población de víctimas se hace más densa, las respuestas de sus enemigos se hacen más eficaces y la tasa de crecimiento de las víctimas llega a cero o incluso es invertida. Con sus suministros alimentarios restringidos de este modo, parásitos y depredadores detienen en última instancia sù propio crecimiento. En ecosistemas simples, el ciclo depredador-presa puede observarse a través de tres niveles tróficos. Un simple e instructivo ejemplo del balance entre depredador y presa es el de los lobos y los alces de la isla Royale. Esta isla tiene una extensión de 540 km^2 y se halla en el lago Superior, cerca de la ribera canadiense. Está mantenida en sus condiciones primitivas por el U. S. National Park Service. A principios de siglo, los alces la colonizaron, probablemente atravesando los 24 km que la separan de Canadá cuando el agua se hiela en invierno. En ausencia de lobos y otros depredadores, los alces proliferaron con rapidez. A mediados de los años treinta, la manada había aumentado entre 1000 y 3000 animales. Llegada a este punto, la población excedía en mucho de la capacidad de soporte de la isla para los alces y la vegetación baja de la que dependían pronto fue consumida. Se produjo una gran mortandad que redujo a la manada a un nivel muy por debajo de la capacidad de soporte. Cuando la vegetación volvió a crecer, la manada aumentó de nuevo y volvió a hundirse a finales de los cuarenta. En 1949, los lobos cruzaron el hielo de Canadá hasta la isla. Su aparición tuvo un efecto marcadamente beneficioso sobre el ambiente de la isla Royale. Los lobos redujeron el número de alces hasta llegar a 600 ó 1000, lo que estaba por debajo de la capacidad de soporte que pudiera determinarse solamente por el alimento. La vegetación ha recuperado su esplendor y los alces pueden comerla a placer. Su número está controlado más por la depredación que por la falta de alimento. La población de lobos ha permanecido estable y oscila entre 20 y 25 individuos.

¿Qué es lo que controla el número de lobos? ¿Por qué no devoran a los alces hasta que no quede ni uno y padecen un hundimiento de su propia población? La respuesta es muy simple. Los lobos atrapan a todos los alces que pueden y sus esfuerzos mantienen a la población comprendida entre 600 y 1000 individuos. El trabajo para coger y matar un alce es arduo. Los lobos viajan un promedio de 20 a 30 km diarios durante el invierno. Cuando detectan un alce intentan capturarlo y la mayor parte de sus esfuerzos fracasan. Durante un estudio realizado por L. David Mech, la jauría de lobos cazó diversos alces en 131 ocasiones distintas y fue observada. Cincuenta y cuatro alces escaparon antes incluso de que los lobos se aproximaran. De los restantes 77 a los que los lobos pudieron enfrentarse, sólo 6 fueron abatidos. Todos estos esfuerzos dieron como resultado un alce cada tres días, más o menos. Esto fue suficiente para proporcionar a cada lobo un promedio de 4 kg de carne diarios. En apariencia, los lobos simplemente no pueden incrementar el rendimiento más allá de este punto, por lo que su número, en consecuencia, se encuentra estabilizado. Los alces, proporcionando de mala gana uno de sus miembros cada tres días, han estabilizado su propia población. El sistema depredador-presa está equilibrado. Como un curioso efecto secundario, la manada de alces se mantiene en una buena condición física, pues los lobos atrapan principalmente a los muy jóvenes, a los viejos y a los individuos enfermos. Y finalmente, a causa de que la población de alces no puede aumentar hasta límites excesivos, la vegetación de que se alimentan permanece también saludable.

Al igual que la competición, la interacción depredador-presa está en la base de la comunidad ecológica y ha sido objeto de investigaciones intensivas tanto teóricas como experimentales. Entre los estudios más recientemente significativos cabe destacar a los de Le Cren y Holdgate, eds. (1962), Leigh (1971), Krebs (1972), MacArthur (1972) y May (1973). Una breve introducción a la teoría elemental la proporcionan Wilson y Bossert (1971).

Cambio genético

Los modelos de dinámica de poblaciones convencionalmente suponen que las poblaciones son genéticamente uniformes con referencia a factores dependientes de la densidad y no evolucionan de forma significativa, en números, durante las fluctuaciones a corto plazo. Si se elimina esta restricción, el control de la población puede influenciarse de algunas formas interesantes. Distintos genotipos pueden estar sujetos a varios controles dependientes de la densidad, resultando que la población fluctúa en cuanto a tamaño a medida que un genotipo reemplaza a otro. Supongamos que cuando un alelo *a* predomina, la población se equilibra a un nivel alto bajo el control de un efecto dependiente de la densidad *A*. Sin embargo, la selección favorece al alelo *b* a pesar de la superior densidad de *a*. A medida que *b* va predominando, la población vira hacia una menor densidad de equilibrio, sobre todo bajo el control de un nuevo efecto dependiente de la densidad, *B*. Pero en el nivel dictado por *B*, el alelo *a* es favorecido por la selección y el estado es establecido por un retorno al nivel superior. Así pues, el polimorfismo genético y las diferencias correspondientes en cuanto a control dependiente de la densidad pueden acoplarse en un sistema recíprocamente oscilante para crear un ciclo de población. Un sistema que actualmente se corresponde con este modelo ha sido hallado para las mariposas nocturnas de las yemas de *Larix (Zeirapheira griseana)* en el transcurso de muchos años de investigación por G. Benz, D. Bassand, y otros entomólogos suizos (revisado de Clark y col., 1967). En las poblaciones del valle de Engadin, Suiza, una forma «fuerte» toma ventaja a densidades elevadas en virtud de una superior capacidad reproductiva y una mayor tendencia a la dispersión. Entonces, a medida que se alcanza un máximo de densidad, se favorece la forma «débil» por su mayor resistencia a la granulosis vírica. A medida que la forma débil empieza a reemplazar a la fuerte, la primera es diferencialmente atacada por himenópteros parásitos, con lo que la población vuelve a iniciar el ciclo.

C. J. Krebs (1964) y Dennis Chitty (1967a, b) han aventurado la hipótesis de un mecanismo similar para explicar los ciclos de población en las poblaciones de pequeños mamíferos. Propusieron que, a medida que aumenta la densidad, la selección favorece a los genotipos que no emigran con rapidez sino a los que se mantienen a sí mismos por la superioridad en encuentros agresivos. Una frecuencia suficiente de encuentros agresivos, mejorada por el proceso de selección, contribuye a hacer que la población decline. A menores densidades, los genotipos agresivos están en desventaja y la población, globalmente, regresiona en su evolución hasta un comportamiento más amable. Krebs y sus compañeros (1973) han demostrado que se dan fuertes cambios en ciertos alelos de transferrina durante varias fases del ciclo de la población en ratones campestres *(Microtus)* y diferencias significativas en las frecuencias de los mismos alelos entre las hembras emigrantes y las residentes. Estos datos están de acuerdo con el modelo pero no lo prueban. En particular, la conexión directa entre los polimorfismos de transferrina y las variaciones en los comportamientos agresivos y de dispersión, no se ha establecido. De todas formas será difícil separar causa y efecto en estos sistemas. El cambio genético ¿fuerza realmente a los ciclos de población mediante un exceso de agresividad, o simplemente sigue la pista de los cambios en la densidad de la población forzados por otros efectos dependientes de la densidad? Krebs, Keller y Tamarin (1969) han identificado los verdaderos factores en *M. ochrogaster* y *M. pennsylvanicus* como emigración y escasez de alimento, en este orden de importancia. La microevolución del comportamiento puede funcionar, si he interpretado correctamente los más bien intrincados factores, ayudando a la población a ir de uno a otro de ambos controles, creando ciclos como producto secundario. En resumen, el mecanismo podría no diferir, básicamente, del de las mariposas nocturnas de las yemas de *Larix*.

Convención social y ostentación epideictica

Supongamos que los animales están *voluntariamente* de acuerdo en disminuir la reproducción cuando se dan cuenta del aumento de densidad en la población. Por ejemplo, los machos podrían competir con otros de una forma muy restringida para acceder a las hembras, como en una ostentación territorial, con el perdedor simplemente abandonando la disputa con poco derramamiento de sangre o, por otro lado, con poco agotamiento. Esta técnica para retrasar el crecimiento de la población por medios rituales ha sido calificada de comportamiento convencional por Wynne-Edwards (1962). Su forma más refinada podría ser la ostentación epideictica, un conspicuo mensaje «a quien pueda interesar» por el que los miembros de una población se revelan a sí mismos y todos permiten asegurar la densidad de la población. La respuesta correcta a la evidencia de una población demasiado densa sería un voluntario control de natalidad o el abandono del área. Esta idea, con fuertes raíces que se remontan a W. C. Allee (en Allee y col., 1949), fue desarrollada extensamente por Olavi Kalela (1954) y V. C. Wynne-Edwards. Es fundamentalmente distinta de la restante concepción de dependencia de la densidad, pues implica altruismo de los individuos, y éste, cuando se dirige a grupos enteros, puede evolucionar sólo por selección natural a nivel de grupo. Hay pocos ecólogos que crean que las convenciones sociales juegan un importante papel en el control de la población y muchos dudan incluso de que exista este papel. Los motivos de escepticismo tienen una doble vertiente. La primera necesita que la intensidad de extinción del grupo requerida para fijar un gen altruista sea elevada y el problema se agudiza cuando el altruismo se dirige hacia poblaciones mendelianas enteras. Ya que la teoría formal de la selección de grupo es compleja y presenta muchas ramificaciones en Sociobiología, le dedicaremos un capítulo entero (capítulo 5). Allí examinaremos el control de poblaciones por convención social. La segunda razón para dudar es la dificultad en demostrar el fenómeno en la naturaleza. Para probar una convención social y por tanto la selección a nivel de población, debe cumplirse con el oneroso hecho de demostrar una hipótesis nula; los otros controles dependientes de la densidad, basados en la de los individuos y no en la selección de grupo, deben ser eliminados uno por uno.

En la tabla 4-1 pueden verse los controles dependientes de la densidad que han sido documentados en estudios de laboratorio y en poblaciones libres de una gran diversidad de especies animales. La base de la selección de esta muestra fue la minuciosidad y precisión de los estudios, más que una representación taxonómica equilibrada. Varias generalizaciones importantes emergen de estos resultados, no siendo la primera de ellas la gran diversidad de factores operacionales. Es completamente inútil buscar un solo factor gobernante o un conjunto de ellos. La mayor aproximación a la uniformidad, debe hallarse en aves y mamíferos, donde la combinación de territorialismo en adultos y la emigración de los individuos subordinados y jóvenes parece estar muy extendida. Pero incluso aquí hay excepciones. Por ejemplo, las aves coloniales como palomas vegetarianas y *Quelea* están limitadas por la provisión de alimentos. Un excelente experimento realizado por Lidicker (1962) ha puesto de manifiesto una considerable variabilidad de los controles secundarios en especies de roedores. Lidicker confinó poblaciones de cuatro especies *(Mus musculus, Peromyscus maniculatus, P. truei* y *Oryzomys palustris)* en receptáculos similares y las alimentó ad libitum, retirando luego los dos controles cardinales de las poblaciones de roedores: emigración e inanición. El crecimiento de la población de *Mus* y de una de las de *P. maniculatus* fue detenido por inhibición de la reproducción en todas las hembras. El crecimiento de una segunda población de *P. maniculatus* y de dos de *P. truei* fue detenido por una combinación de mortalidad infantil, inhibición reproductora estacional (que afecta incluso a los individuos en cautividad) e inhibición reproductora no estacional en algunas hembras. El crecimiento de la población de *O. palustris* fue totalmente detenido por la mortalidad infantil.

Tabla 4-1
Identidad de los controles dependientes de la densidad en especies animales representativas.

Especie	Naturaleza de los controles	Condiciones del estudio	Autoridad
CELENTÉREOS			
Hidra (*Hydra littoralis*)	Emigración por flotación	Laboratorio; probablemente también haya un control primario en la naturaleza	Lomnicki y Slobodkin (1966)
PLATELMINTOS			
Planaria (*Dugesia dorotocephala*)	Supresión de la división por secreciones liberadas por la población en el agua	Laboratorio; altamente efectivo, pero otros controles podrían intervenir en la naturaleza	Best y col. (1969)
MOLUSCOS			
Caracol de agua (*Lymnaea elodes*)	Suministro alimentario	Manipulación experimental de poblaciones naturales	R. M. Eisenberg (1966)
ARTRÓPODOS			
Psillidos (*Cardiaspina albitextura*)	A bajas densidades (baja *K*), depredación por pájaros e insectos parásitos; a densidades elevadas (alta *K*), competencia por el alimento	Estudios de campo	Clark y col. (1967)
Áfidos de la col (*Brevicoryne brassicae*)	Primariamente emigración (por formas aladas especiales); también por fecundidad disminuida	Estudios de campo	Clark y col. (1967)
Moscarda del cordero (*Lucilia cuprina*)	Competencia por el alimento entre adultos, produciéndose una fecundidad disminuida	Experimentos sobre poblaciones de laboratorio	Clark y col. (1967)
Mariposa nocturna de la manzana (*Cydia pomonella*)	Competencia por el espacio nutritivo entre larvas y por los lugares donde pupar	Introducción de poblaciones libres en Australia	Clark y col. (1967)
Mariposa nocturna de la yema de *Larix* (*Zeiraphera griseana*)	Himenópteros parásitos y virus de la granulosis, que se alternan en su dominio	Estudios prolongados con poblaciones naturales	Clark y col. (1967)
Mosca de sierra (*Perga affinis*)	En algunas regiones, emigración aunada con la competición; en otras regiones, parasitismo por otros insectos	Estudios de campo	Clark y col. (1967)
Mosca de sierra de abeto (*Diprion hercyniae*), poblaciones introducidas en Canadá	Incidencia errática de enfermedades y parasitismo por insectos; la climatología juega un papel fundamental en estas poblaciones inestables	Estudios de campo	Clark y col. (1967)
Hormigas (*Lasius flavus, L. niger, Myrmica ruginodis*)	Competición por el lugar de anidamiento, interferencia directa	Manipulación de poblaciones naturales	Brian (1956a, b), Pontin (1961)
Abejorros (*Bombus* spp.)	A elevadas densidades (*K* alta), competición por los lugares de anidamiento; a densidades bajas (*K* reducida) probablemente competencia por el alimento	Manipulación de poblaciones naturales	Medler (1957)
REPTILES			
Salamanquesa (*Gehyra variegata*)	Territorialismo: dispersión y mortalidad diferencial del exceso	Estudios de campo, experimentos de laboratorio	Bustard (1970)
AVES			
Paloma torcaz (*Columba palumbus*)	Suministro alimentario	Estudios de campo	Lack (1966)
Lagópodo escocés (*Lagopus lagopus*)	Territorialismo; los flotantes producen pocos jóvenes; el alimento es probablemente limitado en al menos algunas localidades	Prolongados estudios de campo y manipulación experimental de poblaciones naturales	Jenkins y col. (1963), Watson (1967)
Quelea (*Quelea quelea*)	Suministro alimentario	Estudios de campo	Lack (1966)

Tabla 4-1 *(continuación)*

Especie	Naturaleza de los controles	Condiciones del estudio	Autoridad
Carbonero común *(Parus major)*	Territorialismo, los flotantes producen pocos jóvenes; el alimento es probablemente limitado en al menos algunas localidades	Inferido a partir de numerosos estudios de campo	Lack (1966), J. R. Krebs (1971)
Carbonero de llanura *(Parus inornatus)*	Territorialismo, emigración de los jóvenes; la suerte de los flotantes es incierta	Inferido a partir de estudios de campo	Dixon (1956)
Pinzón americano *(Spiza americana)*	Territorialismo, con un tamaño elástico de territorio; el destino de los flotantes es incierto	Inferido a partir de estudios de campo	Zimmerman (1971)
MAMÍFEROS			
Lobo *(Canis lupus)*	Suministro alimentario, probablemente reducido hasta cierto punto por el territorialismo	Inferido a partir de estudios de campo	Murie (1944), Mech (1970)
Ardilla del suelo ártico *(Spermophilus undulatus)*	Territorialismo, con el exceso de flotantes que emigran y son eliminados por la depredación	Inferido a partir de estudios de campo	Carl (1971)
Ratones *(Mus, Peromyscus)*, ratones de campo y lemings *(Lemmus)*	La emigración es un control primario en muchas poblaciones; véase la discusión en el texto	Estudios de campo extendidos y manipulación experimental de las poblaciones	Anderson (1961), Caldwell y Gentry (1965), Frank (1957), Houlihan (1963), Krebs y col. (1969) Clough (1971) Snyder (1961)
Marmota *(Marmota monax)*	Territorialismo, emigración de jóvenes; reducción de la natalidad mediada endocrinamente	Estudios de campo	

Las poblaciones de vertebrados han resultado ser mucho más difíciles de analizar que las de invertebrados. Gran parte de la teoría básica ha sido construida con referencia a invertebrados, especialmente insectos. La razón es, evidentemente, la mayor complejidad y flexibilidad de los sistemas vertebrados, así como los superiores problemas prácticos hallados en el estudio de animales grandes que se reproducen con lentitud. Esta dificultad de la ecología de vertebrados ha tenido un importante impacto sobre el estudio de sistemas sociales, contribuyendo a la confusión en muchos de los conceptos más básicos.

INTERCOMPENSACIÓN

Buena parte de la variación en controles dependientes de la densidad entre especies, entre poblaciones en cautividad y libres de la misma especie, e incluso entre poblaciones de libre distribución de la misma especie, es debida a la propiedad de la intercompensación. Esto significa que si cambia el ambiente para aliviar a la población de la presión procedente de un efecto dominante previo, la población aumentará hasta llegar a un segundo nivel de equilibrio, donde la detendrá un nuevo efecto. Por ejemplo, si los depredadores que normalmente mantienen equilibrada cierta población de herbívoros son eliminados, la población puede aumentar hasta el punto de que los alimentos se hagan críticamente escasos. Si entonces se produce una superabundancia de alimento, la población podrá aumentar todavía más hasta que una intensa superpoblación acelere una enfermedad epizoótica o un severo síndrome de tensión (stress). Los experimentos con roedores de Calhoun, Christian, Krebs, Lidicker y otros han sido instructivos al revelar las secuencias de los controles intercompensadores en diversas especies. El «hundimiento conductual» de Calhoun, en el que la mayor parte de los individuos se comportaban anormalmente y no se reproducían, puede considerarse como una población de ratas que pudiera reproducirse por encima de casi todos los controles que la especie encontrara en la naturaleza. La sociopatología, si es causada por la aglomeración, puede verse en el sentido de controles no adaptativos pues yacen más allá del límite del repertorio de la especie y no contribuyen ni a la aptitud individual ni a la del grupo.

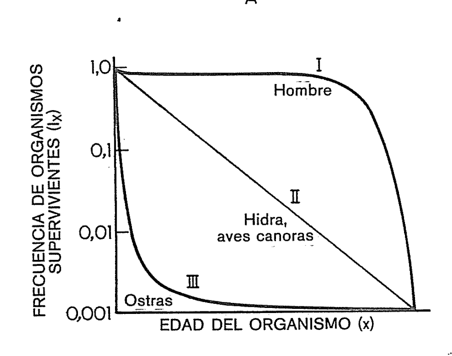
CICLOS DE POBLACIÓN EN MAMÍFEROS

Los ciclos de población en los mamíferos y especialmente en los roedores, se han asomado demasiado en la literatura de la Sociobiología. Esta es una doblemente infortunada circunstancia a causa de las confusas y a menudo amargas controversias que han surgido alrededor de los ciclos. El auténtico problema, aparte de las dificultades prácticas para obtener los datos, es el hecho de que los ciclos de población han estado tradicionalmente sujetos al método defensivo de hacer ciencia. Cada uno de los muchos controles dependientes de la densidad han tenido su propia teoría, escuela de pensamiento y conjunto de campeones: emigración (Frank, 1957; Caldwell y Gentry, 1965; Anderson, 1970; Krebs y col., 1973); tensión y agotamiento endocrino (Christian, 1961; Davis, 1964; Christian y Davis, 1964); selección cíclica para genotipos agresivos (Krebs, 1964; Chitty, 1967a, b); depredación (Pearson, 1966, 1971);

agotamiento de nutrientes (Pitelka, 1957; Batzli y Pitelka, 1971). Un modelo plausible y datos consistentes han sido ordenados detrás de cada proceso para considerarlo como un factor primordial en la naturaleza. Expresar la cuestión de esta forma no es denigrante para el trabajo de tales autores, que es de gran calidad y muy imaginativo. Y paradójicamente, pudiera ser que todos fueran parcialmente correctos. Pero las inconsistencias han nacido de la tendencia a generalizar a partir de experimentos de laboratorio restringidos y observaciones de campo sobre una o varias poblaciones, conjuntamente con el fracaso de algunos autores clave en la percepción del posible papel de la intercompensación. Parece plausible que la intercompensación pudiera ser responsable de gran parte de la variación de los controles que operan de una población a otra y de uno a otro ambiente. Si puede deducirse alguna regla de los datos existentes es quizás que, en las poblaciones libres de roedores, el principal control dependiente de la densidad es el territorialismo combinado con la emigración, seguido de la depresión en las reservas alimentarias y la depredación, según este orden. Los cambios inducidos por las glándulas de secreción interna son difíciles de evaluar, pero parecen estar en un segundo término en cuanto a controles. Cuando se dan pueden afectar, en primera medida, a la fertilidad femenina. El agotamiento endocrino, tan fácil como es de provocar en poblaciones de laboratorio mediante el levantamiento de otros controles, es quizás raro o inexistente en la mayoría de poblaciones libres. Los cambios genéticos del comportamiento agresivo, ya descritos en una sección precedente, también son difíciles de evaluar. Parece probable que amplifican los ciclos, pero están subordinados a la agresión territorial y a la emigración igual que los controles dependientes de la densidad.

TABLAS VITALES

La información vital demográfica de una población cerrada se resume en dos apartados: *programa de sobrevivencia*, que proporciona el número de individuos sobrevivientes en cada edad, y el *programa de fertilidad*, que proporciona el número medio de hijas que dará una hembra en una edad dada. En primer lugar, consideremos la sobrevivencia. Representemos la edad por x. El número de sobrevivientes a una edad determinada x es registrado como la proporción o frecuencia (l_x) de organismos que sobreviven desde el nacimiento hasta la edad x, donde la frecuencia va de 1,0 a 0. Así pues, si medimos el tiempo en años y vemos que sólo el 50 % de los miembros de la población en cuestión llegan a la edad de un año, $l_1 = 0,5$. Si sólo el 10 % llegan a 7 años, $l_7 = 0,1$, y así sucesivamente. El proceso puede representarse convenientemente mediante curvas de sobrevivencia. La figura 4-13A muestra las tres formas básicas que pueden adoptar estas curvas. La curva para el tipo I, que se aproxima a los seres humanos en civilizaciones avanzadas y a las poblaciones cuidadosamente criadas de plantas y animales en jardines y laboratorios, está generada por una mortalidad accidental mantenida a valores mínimos. La muerte sobreviene a la mayoría de individuos cuando llegan a la senectud tan sólo. En la sobrevivencia del tipo II, la probabilidad de muerte sigue siendo la misma en cada edad. O sea, una fracción fija de cada grupo de edades es eliminada, por depredadores, accidentes u otras causas, en cada unidad de tiempo. La mortalidad adulta anual de la cigüeña blanca, por ejemplo, está estabilizada alrededor del 21 %, mientras que la de los pingüinos de ojos amarillos es del 13 %. La sobrevivencia del tipo II, de todas formas, adopta una disminución exponencial negativa. Al transcribirse a una escala semilogarítmica (l_x en la escala logarítmica, x en la escala nor-



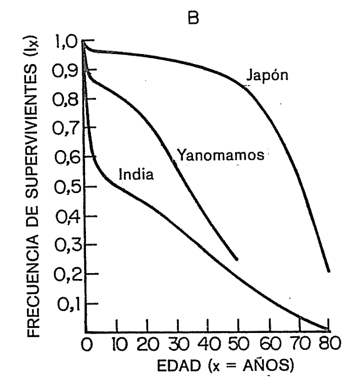


Figura 4-13
Curvas de sobrevivencia. (A) *los tres tipos básicos.* (B) *variación de las curvas de sobrevivencia entre poblaciones humanas, del tipo I al tipo III (modificación de Neel, 1970). El eje vertical de* (A) *está en escala logarítmica.*

mal), la curva se transforma en una línea recta. El tipo III es el más común en toda la naturaleza. Se da cuando grandes números de descendencia, usualmente en forma de esporas, semillas o huevos, son producidos y diseminados dentro del ambiente. En su gran mayoría perecen pronto: en otras palabras, la curva de sobrevivencia cae a temprana edad. Aquellos organismos que sobreviven echando raíces o encontrando un lugar seguro que colonizar tiene muchas probabilidades de llegar a la madurez. La forma de la curva de sobrevivencia depende de las condiciones ambientales, con el resultado de que puede variar ampliamente de una población a otra, dentro de la misma especie. En el hombre, la variación comprende desde el tipo I al III (véase la figura 4-13B).

El programa de fertilidad se compone de tasas de natalidad específicas de la edad; durante cada período de vida, el promedio de descendientes femeninos procedentes de cada hembra está especificado. Para ver cómo puede registrarse semejante programa, consideremos el siguiente ejemplo imaginario: al nacer, ninguna hembra ha tenido descendencia ($m_0 = 0$); durante el primer año de su vida aún no se ha producido ningún nacimiento ($m_1 = 0$); durante el segundo año, la hembra da lugar a un número medio de 2 hembras ($m_2 = 2$); durante el tercer año de vida, alumbra, por término medio, a 4,5 hembras ($m_3 = 4,5$), y así sucesivamente a través de toda su vida. Los programas de fertilidad pueden representarse incluso con más precisión mediante una curva continua de fertilidad, un ejemplo de lo cual puede verse en la figura 4-14.

A partir de los programas de sobrevivencia y fertilidad, podemos obtener la *tasa reproductora neta*, que simbolizaremos por R_0 y la definiremos como el número medio de descendencia femenina producida por cada hembra en el transcurso de toda su vida. Constituye un elemento útil para computar las tasas de crecimiento de la población. En el caso de especies con generaciones discretas y que no se solapen, R_0 es de hecho la cantidad exacta en que cada población aumenta en cada generación. La fórmula para la tasa reproductiva neta es

$$R_0 = \sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x$$

Para ver más explícitamente cómo se computa R_0, consideremos el siguiente y simple ejemplo imaginario. Al nacer, todas las hembras sobreviven ($l_0 = 1,0$) pero evidentemente no tienen descendencia ($m_0 = 0$); por tanto, $l_0 m_0 = 1 \times 0 = 0$. Al final del primer año, sobrevivirán el 50 % de hembras todavía ($l_1 = 0,5$), que originarán un promedio de 2 hembras más ($m_1 = 2$); por tanto $l_1 m_1 = 0,5 \times 2 = 1,0$. Al final del segundo año, sobrevivirán el 20 % de las hembras originales ($l_2 = 0,2$), y esta vez cada una producirá, por término medio, una descendencia de 4 hembras ($m_2 = 4$); por tanto, $l_2 m_2 = 0,2 \times 4 = 0,8$. No hay hembras ya en el tercer año ($l_3 = 0$; $l_3 m_3 = 0$). La tasa reproductiva neta es la suma de todos los $l_x m_x$ valores obtenidos:

$$R_0 = \sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x$$

	$l_x m_x$ al nacer $(x = 0)$		$l_x m_x$ 1.er año $(x = 1)$		$l_x m_x$ 2.º año $(x = 2)$		$l_x m_x$ 3.er año $(x = 3)$
=	0	+	1,0	+	0,8	+	0

$= 1.8$

Podemos proceder con el método pues *r*, la tasa intrínseca de aumento, puede computarse con precisión a partir de los programas de sobrevivencia y fertilidad. Empecemos con la solución de la ecuación de crecimiento exponencial·

$$N_t = N_0 e^{rt}$$

Sea $t =$ a la edad máxima que puede alcanzar una hembra y que N_0 sea sólo una hembra. Debemos hallar el número de descendientes que producirá una sola hembra, incluida su propia descendencia, la descendencia que estos producen y así sucesivamente, durante el máximo período de vida que puede disfrutar una hembra. Ya que $N_0 = 1$

$$N_{\text{edad max}} = e^{r(\text{edad max})}$$

$$= \sum_{x=0}^{\text{edad max}} l_x m_x e^{r(\text{edad max} - x)}$$

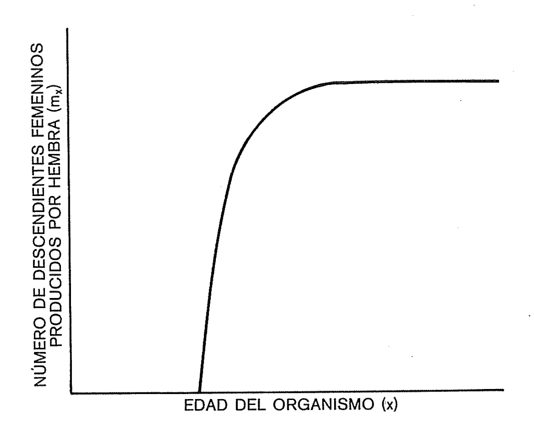


Figura 4-14

Curva de fertilidad para el piojo humano. Este ejemplo es típico de organismos que alcanzan la madurez sexual a una edad fija y permanecen fecundados hasta la muerte.

El número total de individuos procedentes de una sola hembra es la suma del número esperado de descendientes producidos por aquella hembra en cada edad x de ésta $(l_x m_x)$ *por* el número de descendientes que cada uno de estos descendientes producirá desde el nacimiento hasta la edad máxima de la hembra original (edad máx $- x$). Sustituyendo obtendremos

$$e^{r(\text{edad max})} = e^{r(\text{edad max})} \sum_{x=0}^{\text{edad max}} l_x m_x e^{-rx}$$

$$\sum_{x=0}^{\text{edad max}} l_x m_x e^{-rx} = 1$$

O, en una distribución continua de l_x y m_x,

$$\int_0^{\text{edad max}} l_x m_x e^{-rx} dx = 1$$

Para «edad máx» puede efectuarse una sustitución por ∞, pues ambos son biológicamente equivalentes. Esta formulación puede denominarse ecuación de Euler o de Euler-Lotka, después de que el matemático del siglo XVIII Leonhard Euler la derivara por primera vez y que A. J. Lotka fuera el primero en aplicarla a la moderna Ecología. Ya que conocemos los valores de m_x y l_x, la ecuación de Euler-Lotka nos permite hallar la tasa intrínseca de aumento r. El proceso de cálculo es tedioso y normalmente requiere la ayuda de una computadora, pero en principio es directo.

LA DISTRIBUCIÓN ESTABLE DE EDADES

Un importante principio ecológico es que cualquier población que se reproduzca por sí misma en un ambiente constante alcanzará una distribución estable de edades. (La única excepción se da en aquellas especies que se reproducen sincrónicamente a una edad determinada). Esto significa que las proporciones de individuos pertenecientes a distintos grupos de edad mantendrán unos valores constantes de generación a generación. Supongamos que, efectuando el censo de una población, el 60 % de los individuos están comprendidos entre 0 y 1 año, el 30 % entre 1 y 2 y el 10 % tienen 2 años o más. Si la población ha existido durante mucho tiempo antes en un ambiente estable, es probable que haya alcanzado una distribución estable de edades. Censos futuros darán aproximadamente los mismos resultados. Las distribuciones estables de edades son alcanzadas por cualquier población, independiente de que esté aumentando, disminuyendo o de que permanezca estable. Cada población tiene una distribución particular para un conjunto dado de condiciones ambientales.

Las distribuciones estables de edades, así como las tasas intrínsecas de aumento resultantes *(r)*, pueden calcularse con la ayuda del álgebra matricial. Supongamos que se representa la distribución de edades inicial (tiempo $t = 0$) mediante un vector en columna

$$\begin{pmatrix} N_{00} \\ N_{10} \\ N_{20} \\ \vdots \\ N_{n0} \end{pmatrix}$$

donde los $n + 1$ elementos del vector representan la proporción de hembras en cada uno de los $n + 1$ grupos de edades en que hemos dividido la población. El primer subíndice denota la edad del organismo y el segundo, la vez que se cuenta la población. Esta distribución inicial puede ser la última distribución estable o alguna desviación de ella. Transformemos la distribución multiplicándola por una matriz de proyección (o «matriz de Leslie», en honor a su inventor), que contenga los programas de sobrevivencia y fertilidad:

$$\begin{pmatrix} m_0 & m_1 \cdots & m_{n-1} & m_n \\ P_0 & 0 \cdots & 0 & 0 \\ 0 & P_1 \cdots & 0 & 0 \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ 0 & 0 \cdots & P_{n-1} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_{00} \\ N_{10} \\ N_{20} \\ \vdots \\ N_{n0} \end{pmatrix}$$

donde m_i es el número de descendientes hembra producidos en cada intervalo de edad ($i = 0, 1, \ldots, n - 1, n$), y P_i es la probabilidad de sobrevivencia en el intervalo que va de t a $t + 1$ (P_i es distinto que l_i o probabilidad de sobrevivencia desde el nacimiento hasta la edad i). El producto de la matriz demográfica por el vector de distribución de edades proporciona la distribución de edades en el próximo intervalo de tiempo. La población irá hacia una distribución estable de edades si existe un valor propio positivo (λ) cuyo valor absoluto sea superior a los otros valores propios. Alcanzada la estabilidad, el tamaño absoluto de cada clase de tamaño, y por tanto de la población globalmente, aumenta según un múltiplo de λ en cada intervalo de tiempo. Para $\lambda = 1$, la población es estacionaria ($dN/dt = 0$), pero el crecimiento pudiera ser negativo ($\lambda < 1$) o positivo ($\lambda > 1$) y estar todavía asociado con una distribución estable de edades. El vector propio asociado con λ es la distribución estable de edades. Keyfitz (1968) y Pielou (1969) proporcionan completas descripciones de las técnicas matriciales en demografía, con muchos casos especiales y aplicaciones utilizadas en Sociobiología.

VALOR REPRODUCTOR

Reflexionando sobre las propiedades de las tablas de vida, se plantea el siguiente interrogante: ¿hasta qué punto es impor-

tante un individuo, en términos del número de descendientes que está destinado a dejar en la generación siguiente? Otra forma de plantear la pregunta es: si eliminamos un individuo, en particular una hembra, ¿cuántos individuos menos habrá en la próxima generación? La respuesta depende en gran medida de la edad del individuo. Si destruimos a un animal viejo que ya ha rebasado su período reproductor, no se sentirá la pérdida en la generación siguiente a no ser que el animal haya contribuido con su trabajo al grupo social. Pero si lo que eliminamos es una hembra joven en el momento en que está lista para comenzar a aparearse, el efecto sobre la generación próxima será, probablemente, considerable. La medida estándar de la contribución de un individuo a la próxima generación se denomina *valor reproductor* y se simboliza por v_x, donde x representa la edad del individuo. El valor reproductor es el número relativo de descendientes femeninos que quedan por nacer de cada hembra de edad x. Puede expresarse del siguiente modo:

$$v_x = \frac{\text{crecimiento de la población debido a una hembra de edad } x \text{ a través de lo que le resta de vida}}{\text{crecimiento de la población debido a una hembra de tipo medio, independientemente de la edad, durante el período restante de la vida de la hembra del numerador}}$$

La hembra del numerador (edad x) puede alcanzar la edad máxima de la especie (edad máx). Para toda edad y que sea igual o mayor que x, la edad a la que empezamos las observaciones, hay una probabilidad de sobrevivencia igual a l_y/l_x. En otras palabras, la probabilidad condicionada de que una hembra llegue a la edad y una vez ya haya alcanzado la x. Para cada edad y de la hembra del numerador se originará un cierto número de descendientes femeninos (m_y); cada uno de estos conjuntos de descendencia contribuirá al crecimiento de la colonia para lo que le queda de vida a la hembra del numerador, abarcando un período de tiempo igual a la edad máx — y, y cada hembra nacida a la edad y de la hembra del numerador proporcionará $e^{r(\text{edad max}-y)}$ descendientes durante este tiempo. El crecimiento esperado de la población debido a la hembra x durante lo que le queda de vida será

$$\sum_{y=x}^{\text{edad max}} \frac{l_y}{l_x} m_y e^{r(\text{edad max}-y)}$$

Mientras tanto, una hembra media elegida al azar del resto de la población cuando la hembra del numerador tiene la edad x puede esperarse que contribuya con

$$e^{r(\text{edad max}-x)}$$

de descendencia femenina en el momento en que la hembra del numerador ha alcanzado la edad máxima. El valor reproductor será entonces:

$$v_x = \frac{\sum_{y=x}^{\text{edad max}} \frac{l_y}{l_x} m_y e^{r(\text{edad max}-y)}}{e^{r(\text{edad max}-x)}}$$

$$= \frac{e^{rx}}{l_x} \sum_{y=x}^{\text{edad max}} l_y m_y e^{-ry}$$

o, de una forma continua más precisa,

$$v_x = \frac{e^{rx}}{l_x} \int_x^{\text{edad max}} e^{-ry} l_y m_y dy$$

donde nuevamente, edad máx y ∞ son biológicamente intercambiables.

El valor reproductor es típicamente bajo en el nacimiento a causa del efecto depresivo de las mortalidades infantil o larvaria (valores bajos de l_x para x próxima a cero), alcanzando un máximo en las proximidades de la edad normal donde se inicia el esfuerzo reproductor, cayendo finalmente a edad avanzada debido a los efectos acumulativos de la mortalidad y de la fertilidad disminuida (véase la figura 4-15). El valor reproductor tiene varias implicaciones importantes para la Ecología y la Sociobiología. Consideremos en primer término su relevancia en el concepto de rendimiento óptimo. Un depredador, o granjero humano o cazador, desearía hacer más que tratar simplemente de mantener la población de presas en un nivel que proporcione la tasa de crecimiento más elevada. Esta técnica sólo funciona si las presas, en su totalidad, presentan el mismo valor reproductor. Un depredador realmente práctico o «prudente», como gustan de llamarlo algunos ecólogos, desearía concentrarse en los grupos de edad con valores reproductores más bajos. Por este medio obtendría la mayor cantidad de proteínas con un menor menoscabo en el crecimiento de la población explotada. Por ejemplo, las granjas avícolas hacen uso de los huevos de bajo valor reproductor producidos por las gallinas que incuban continuamente eliminándolas y vendiéndolas. Matar a las gallinas sin ton ni son sería económicamente desastroso. En el extremo opuesto está el caso del salmón migratorio. Mueren poco después de volver a las corrientes de agua dulce para desovar. En los pocos días que transcurren entre el desove y la muerte, su valor reproductor es cero y sus grandes cuerpos constituyen una rica fuente de energía para los depredadores y parásitos, que pueden explotarlos sin disminuir el crecimiento de la población de salmones. ¿Es posible que los depredadores y parásitos evolucionen en el sentido de escoger a los grupos de edad con menor valor reproductor? Los lobos hacen presa en animales que son muy jóvenes, muy viejos o enfermos. En otras palabras, animales de menor valor reproductor. Pero esto pudiera ser una coincidencia; aquellos

individuos son también los más fáciles de atrapar. La relación entre depredación y valor reproductor la están empezando a estudiar los ecólogos de forma sistemática y no podemos hacer ninguna generalización excepto la básicamente teórica ya citada.

Un segundo proceso ecológico en que el valor reproductor constituye un factor principal es la colonización. Las nuevas poblaciones, especialmente las que colonizan islas y otros hábitats remotos, se inician a menudo con un número muy reducido de individuos. El hecho de semejante población fundadora es claramente dependiente del valor reproductor de sus miembros. Si los colonos son individuos viejos que ya han rebasado el período reproductor, la población está condenada a muerte pues $m_x = 0$ y $v_x = 0$. Si los propágulos son todos individuos muy jóvenes incapaces de sobrevivir por sí mismos en el nuevo ambiente, la población todavía está condenada, pues $l_x = 0$ y $v_x = 0$. Obviamente, los mejores colonos son aquellos individuos con mayor v_x. ¿Es posible que las especies que regularmente colonizan nuevos hábitats presenten etapas dispersas con una gran movilidad y unos elevados valores reproductores? La evidencia parece favorecer esta inferencia, aunque la relación entre valor reproductor y capacidad de colonización esté sólo empezando a estudiarse (Baker y Stebbins, ed., 1965; MacArthur y Wilson, 1967; C. G. Johnson, 1969).

Finalmente, el valor reproductor juega un importante papel en la evolución por selección natural. Si un individuo genéticamente menos vigoroso es eliminado de la población cuando posee un mayor valor reproductor, su desaparición tendrá una influencia relativamente sustancial sobre la evolución de la población. También es verdad que los genes que regularmente causan mortalidad entre los individuos con elevados valores reproductores tenderán a ser eliminados de la población con mayor rapidez que aquellos que entran en juego a otra edad. De hecho, es posible que esto se tenga en cuenta en la evolución de la senectud. La teoría que prevalece fue anticipada por August Weismann y modernizada por P. B. Medawar (1952), G. C. Williams (1957), W. D. Hamilton (1966) y J. M. Emlen (1970). La senectud o incremento de la debilidad y mortalidad por deterioro fisiológico espontáneo, se considera debida a la fijación de genes que confieren una aptitud superior en las tempranas etapas de la vida, pero que causan una degeneración senescente en las etapas posteriores. Si la mayoría de miembros de una población son eliminados por depredación, enfermedad y otras causas «accidentales» antes de alcanzar la edad en que los genes llegan a la senectud, los genes se fijarán a causa de la mayor aptitud que confieren antes de llegar a la senectud. En otras palabras, los genes que aumentan la aptitud antes de la senectud, cuando el valor reproductor es elevado, y la disminuyen después, cuando baja este valor, tenderán a ser fijados. Cuando esto sucede, influenciarán las curvas de l_x y m_x, y por tanto, la curva de valores reproductores.

Hay circunstancias en que el valor reproductor de los organismos puede mantenerse bien por encima de cero, incluso cuando dejan de reproducirse. Los miembros viejos de las familias de leones, sociedades humanas y presumiblemente otras

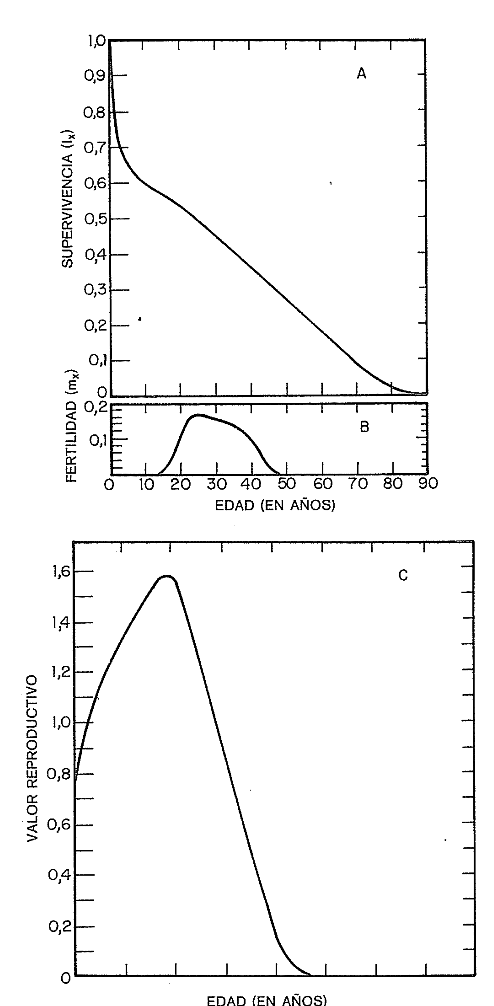


Figura 4-15

Curva de sobrevivencia (A), *curva de fertilidad* (B) *y curva de valor reproductivo* (C) *en las mujeres de Taiwan en 1906. A partir de* A *y* B *es posible computar la curva* C, *así como el valor intrínseco de la tasa de aumento* (r), *que en este caso es de 0,017 por año. (Modificación de Hamilton, 1966.)*

sociedades de elevado nivel de organización, pueden aumentar la sobrevivencia de sus propios descendientes contribuyendo a la efectividad de la familia. Ni siquiera hace falta un comportamiento estrictamente social. Si la especie es desagradable o es peligrosa y los depredadores potenciales son capaces de aprenderlo suficientemente como para esquivar la especie después de unos pocos contactos iniciales, los individuos viejos se mantendrán en circulación incluso si ya no se reproducen. La razón es que, enseñando a los depredadores por sí mismos, los padres pueden proteger mejor a la descendencia sin ningún coste por parte de la aptitud familiar, con el resultado de que el valor reproductor de los organismos más viejos se mejora. Blest (1963) ha citado una relación inversa observada entre el paladar de los depredadores y la longevidad de las mariposas nocturnas satúrnidas tropicales del Nuevo Mundo.

ESFUERZO REPRODUCTOR

En las ecuaciones fundamentales de la Biología de poblaciones, el esfuerzo requerido en la reproducción no se mide directamente en tiempo o calorías. Lo que importa es el beneficio y el coste de la aptitud futura. Supongamos que la hembra de cierta clase de peces freza lentamente durante su primer año de madurez, con el resultado de que suficientes huevos son liberados hasta producir 20 alevines sobrevivientes. Sin embargo, el esfuerzo y el coste energético cuestan a la hembra su propia vida. Imaginemos seguidamente un segundo tipo de pez cuya hembra realiza un menor esfuerzo pero produce 5 alevines sobrevivientes con un mínimo riesgo para su vida, con el resultado de que puede realizar cinco o diez intentos de este tipo en una sola época de desove. El esfuerzo reproductor del segundo pez, medido en unidades de aptitud futura sacrificadas en cada puesta, es mucho menor que el del primero, pero en este caso en particular podemos esperar que las poblaciones del segundo pez aumenten con mayor rapidez. La cuestión general es: en cuanto a la esperanza de una m_i a la edad i. ¿Cuál será la reducción en las futuras l_i y m_i? El problema ha sido objeto de una serie de investigaciones teóricas por parte de G. C. Williams (1966a), Tinkle (1969), Gadgil y Bossert (1970) y Fagen (1972), quienes han usado variaciones de la ecuación de Euler-Lotka (o sus equivalentes intuitivos) para investigar el efecto sobre la aptitud de diversas relaciones entre l_i y m_i a través de todas las edades. Tienen en cuenta la descripción del esfuerzo reproductor en términos de su fisiología y de sus mecanismos capacitadores del comportamiento, tales como proporción de tejido somático convertido en gónadas y la cantidad de tiempo invertido en el cortejo y en el cuidado parental. Sin embargo, la función de estos mecanismos debe transcribirse en unidades de las tablas vitales antes de que puedan computarse sus efectos sobre la evolución genética.

Sólo existen datos fragmentarios que puedan relacionarse con modelos de esfuerzo reproductor. La literatura sobre vida salvaje contiene muchas anécdotas sobre animales machos que pierden sus vidas a causa de una momentánea preocupación por la disputa territorial del cortejo. Schaller (1972), por ejemplo, observó que «cuando dos jabalíes verrugosos estaban luchando, una leona inmediatamente intentó atrapar a uno de ellos; un gamo en celo perdió la vida por no haberse apercibido de la presencia de algunos leones». Cuando los percebes se reproducen, su tasa de crecimiento es sustancialmente reducida (Barnes, 1962), con el resultado de que son capaces de producir menos gametos en la próxima estación y están más sujetos a la eliminación por parte de los otros percebes que crecen en las proximidades. Murdoch (1966) demostró que la sobrevivencia de las hembras en el carábido *Agonum fuliginosum*, de un período reproductor al siguiente, es inversamente proporcional a la cantidad de descendientes en el primero. En general, cuanto más pequeño es un organismo y menos vive, mayor es el esfuerzo reproductor medido según la cantidad de fertilidad por estación. Un espectacular ejemplo procedente de los lagartos puede verse en la figura 4-16. La correlación negativa esperada entre duración de la vida y fertilidad se basa en el supuesto, probablemente cierto para muchos tipos de organismos además de los lagartos, de que existe una relación inversa entre el tiempo que un animal dedica a la reproducción y sus probabilidades de sobrevivencia. Sin embargo, en los animales sociales esta simple afirmación es fácilmente rebatida. Un macho dominante, por ejemplo, puede invertir gran parte de su tiempo en actividades más o menos relacionadas directamen-

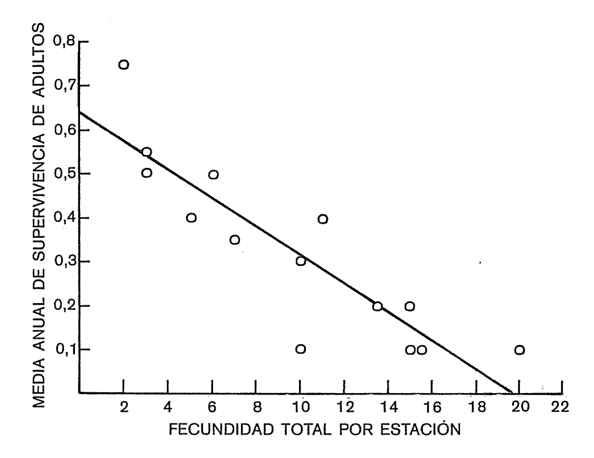


Figura 4-16

Una regla del esfuerzo reproductivo ejemplificada: la relación inversa entre la tasa en que las hembras individuales de lagarto se reproducen y la duración de sus vidas, medida por la sobrevivencia anual. Cada punto representa a una especie distinta. (De Tinkle, 1969.)

te con la reproducción y gozar aún de una sobrevivencia superior en virtud de su segura posición dentro de un territorio o a la cabeza de un grupo social.

EVOLUCIÓN DE LA DURACIÓN DE LA VIDA

La ecuación de Euler-Lotka tiene aplicaciones potencialmente interesantes en Sociobiología. Cada valor de l_x y m_x puede contener componentes sociales. Además, el valor adaptativo r de cada genotipo está determinado en parte por la forma en que sus respuestas sociales afectan a cada l_x y m_x. La heredabilidad en los programas l_xm_x ha sido documentada en *Drosophila* (Dobzhansky y col., 1964; Ohba, 1967), mosquitos *Aedes* (Crovello y Hacker, 1972), lagartos (Tinkle, 1967) y seres humanos (Keyfitz, 1968); y esta es con toda seguridad una cualidad universal de los organismos. Los más finos detalles de la duración de la vida, o sea, programas de sobrevivencia y fertilidad y sus determinantes, puede esperarse que respondan a la selección natural. De hecho, toda la estrategia evolutiva de una especie puede ser abstractamente descrita mediante estos programas.

Un básico y desusadamente flexible modelo de la evolución de la duración de la vida ha sido proporcionado por Gadgil y Bossert (1970). Ellos aceptan, de acuerdo con la teoría previa, que la duración óptima de la vida es aquella cuyo conjunto de valores para l_x y m_x proporciona una máxima r en la ecuación de Euler-Lotka

$$\sum_{x=0}^{\text{edad max}} l_x m_x e^{-rx} = 1$$

Una población está formada por genotipos, cada uno de los cuales posee un particular programa l_xm_x en un ambiente determinado. Aquellos cuyo programa l_xm_x rinde el mayor valor de r aumentarán su frecuencia, siempre y cuando el ambiente permanezca estable. Supongamos que la población está bajo el control de un efecto dependiente de la densidad (además de la depredación o parasitismo, que serán considerados más tarde). Entonces, el *grado de satisfacción* ψ es el índice de la extensión a que se limita el efecto. A densidades más bajas, cuando el control es despreciable, ψ es igual a uno (la satisfacción con el ambiente es total). A medida que la población se hace más densa y el control se intensifica, ψ se aproxima a su valor mínimo de cero. Otros parámetros son:

α_i, la probabilidad de sobrevivencia de una edad i a otra $i+1$ para un individuo que no realice esfuerzos reproductivos a la edad i, en un ambiente no limitante y libre de depredadores;

w_i, tamaño del individuo a la edad i;

δ_i, aumento de tamaño de la edad i a la $i+1$ para un individuo que no realice esfuerzos reproductivos en un ambiente no limitante;

θ_i, esfuerzo reproductivo del individuo a la edad i;

η_i, probabilidad de escapar de la muerte por depredación a la edad i.

Los valores de l_x y m_x pueden ser computados mediante una acumulación escalonada de probabilidades e incrementos:

$\alpha_i \cdot f_1(\theta_i)$, la probabilidad de sobrevivencia de la edad i a la $i+1$ en un ambiente no limitante y libre de depredadores, para un individuo que realiza un esfuerzo reproductivo θ_i a la edad i; la función f_1 será normalmente considerada como monótonamente decreciente y tomará valores entre cero y uno.

$\delta_i \cdot f_2(\theta_i)$, incremento de tamaño de la edad i a la $i+1$ en un ambiente no limitante y libre de depredadores, por parte de un individuo que realice un esfuerzo reproductivo θ_i a la edad i; la función f_2 se considerará, por lo común, monótonamente decreciente y sus valores estarán comprendidos entre cero y uno.

$w_i \cdot f_3(\theta_i)$, número de descendientes producidos a la edad i en un ambiente no limitante por un individuo que ejerce un esfuerzo reproductivo θ_i; así pues, el tamaño del organismo tiene una influencia determinante; la función f_3 se considerará, por lo común, monótonamente creciente y tomará valores entre cero y uno.

$\alpha_i \cdot f_1(\theta_i) \cdot g_1(\psi_i)$, la probabilidad de sobrevivencia en un ambiente libre de depredadores cuando el grado de satisfacción a la edad i es ψ_i; g_1 es considerada por lo común como una función monótonamente decreciente con valores comprendidos entre cero y uno.

$\delta_i \cdot f_2(\theta_i) \cdot g_2(\psi_i)$, aumento de tamaño desde la edad i hasta la $i+1$; g_2 es por lo común una función monótonamente creciente con valores comprendidos entre cero y uno.

$w_i \cdot f_3(\theta_i) \cdot g_3(\psi_i)$, el número de descendientes producidos a la edad i; g_3 es una función por lo común monótonamente creciente que toma valores comprendidos entre cero y uno.

El sistema puede definirse ahora de forma completa:

$$l_x = \prod_0^{x-1} \alpha_i \cdot f_1(\theta_i) \cdot g_1(\psi_i) \cdot \eta_i \quad \text{(probabilidad de sobrevivencia a la edad } x\text{)}$$

$$w_x = w_0 + \sum_0^{x-1} \delta_i \cdot f_2(\theta_i) \cdot g_2(\psi_i) \quad \text{(tamaño a la edad } x\text{)}$$

$$m_x = w_x \cdot f_3(\theta_x) \cdot g_3(\theta_x) \quad \text{(fertilidad a la edad } x\text{)}$$

Estas funciones son sustituidas en la ecuación de Euler-Lotka para determinar cual de los valores permisibles de los parámetros proporciona una mayor r. Los parámetros α_i, δ_i y w_0 son los obstáculos biológicos a la duración de la vida; sus valores en los diversos genotipos están determinados por la historia de la especie de forma externa al modelo de Gadgil-

Bossert. Similarmente, los valores de los parámetros ψ_i y η_i definen el ambiente de acuerdo con circunstancias que también son externas al modelo.

El modelo de Gadgil-Bossert ha dado varios resultados generales que son importantes en Sociobiología. Como puede verse en la figura 4-17, si la función del beneficio del esfuerzo reproductivo es convexa o si la función del coste es cóncava, la estrategia óptima es probablemente, la del apareamiento repetido (condición denominada iteroparidad). En otros casos, la estrategia óptima es el apareamiento en un estallido suicida (semelparidad). El último método, calificado por Gadgil y Bossert como de reproducción «en gran estallido», es el que presenta el salmón migratorio, que desova al final de su largo camino procedente del mar y muere, y los bambúes y las pitas, que florecen masivamente al final de sus vidas. Para un esfuerzo reproductivo dado θ en cualquier edad j, existe un beneficio que puede medirse en términos de descendencia producida. También hay un coste que medir en las menores probabilidades de sobrevivencia a la edad j y siguientes. El coste consiste en la inversión de tiempo y energía, conjuntamente con un potencial reproductor reducido a edades avanzadas, debido al menor crecimiento causado por el esfuerzo θ_j. ¿Cómo podría una función de provecho formar una curva cóncava y favorecer por tanto la semelparidad? Si una hembra de salmón pusiera sólo uno o dos huevos, el esfuerzo reproductivo, consistente principalmente en la natación a contracorriente, sería muy elevado. La puesta de cientos de huevos entraña sólo una muy pequeña cantidad adicional de esfuerzo reproductivo. En el caso opuesto, llamémosle curva de beneficio convexa que favorezca la iteroparidad, consideremos la reproducción de las aves nidícolas. Para producir una descendencia de varios individuos, el ave debe invertir gran cantidad de esfuerzo reproductivo. Sobrepasar el número de polluelos normal requiere un esfuerzo reproductivo adicional y el premio en polluelos vivos sigue siendo el mismo o incluso menor, pues los padres no pueden ocuparse del exceso de pequeños.

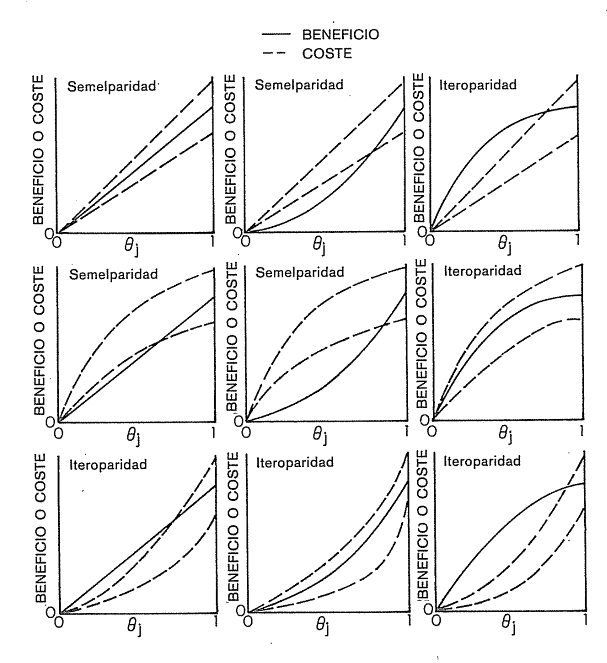


Figura 4-17
Las dos estrategias reproductivas. La iteroparidad (reproducción repetida) es la estrategia óptima tanto si la función de beneficio es convexa como si la de coste es cóncava. En otras situaciones, la estrategia óptima es la semelparidad o esfuerzo reproductivo único antes de la muerte. (Modificación de Gadgil y Bossert, 1970.)

Un segundo resultado de la formulación de Gadgil-Bossert, anticipado por Williams (1966a, b), es que el valor del esfuerzo reproductivo en las especies iteróparas debería aumentar de forma estable con la edad. En consecuencia, una estrategia óptima es aquella en que el esfuerzo reproductivo se eleva con la edad. Fagen (1972), usando el mismo modelo, halló que el resultado depende de la monotonía de las funciones (f_1, f_2, f_3) que relacionan el esfuerzo reproductivo (θ) con la sobrevivencia, crecimiento y número de descendientes. Supongamos que α_i no es monótona, o sea, que la tasa de sobrevivencia en un ambiente no limitante no se mueve establemente ni hacia arriba ni hacia abajo. Si empieza por ser elevada, decae y vuelve a aumentar, el esfuerzo reproductivo óptimo puede ser bimodal a través del tiempo, aumentando, disminuyendo y volviendo a crecer. Semejante oscilación podría darse si los individuos estuvieran protegidos de jóvenes, luego puestos en peligro al verse forzados a independizarse hasta volver a encontrar seguridad al obtener un territorio o la dominancia en una jerarquía social. Recíprocamente, los programas especiales de los parámetros pueden arreglarse en aquellos cuyo modelo óptimo de crecimiento disminuye a una edad media y luego se incrementa la tasa de crecimiento una vez más. Tal secuencia ha sido registrada en elefantes hembra, ciertas focas y cachalotes.

J. M. Emlen (1970), siguiendo el análisis sobre senectud de W. D. Hamilton (1966), utilizó la ecuación de Euler-Lotka para explorar el efecto de los cambios ambientales en la evolución de la sobrevivencia y la fertilidad, aquellos afortunados desastres que alteran las condiciones para ciertos grupos de edad. ¿Cómo podrían cambiarse los programas-óptimos, por ejemplo, si un nuevo depredador penetra en la zona de distribución de la especie y se mostrara especialmente destructivo para las crías? Para calcular éstos, Emlen introdujo medidas de la

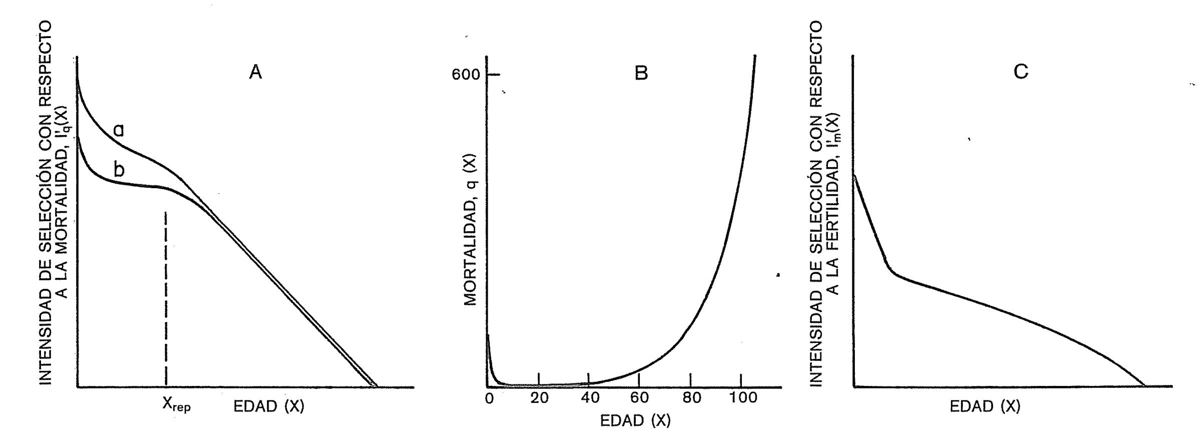


Figura 4-18

Mortalidad e intensidad de selección específica de edad. (A) *Forma general predicha de la curva de intensidad de la selección con respecto a la mortalidad. La curva superior* (a) *es la esperada en especies con intenso cuidado parental, en contraposición con la* (b), *con un cuidado muy pequeño o nulo. La edad del inicio de la actividad reproductiva es* x_{rep}. (B) *Mortalidad humana en función de la edad, una curva del tipo esperado a partir de una curva de intensidad de selección generalizada para la mortalidad.* (C) *Forma general predicha de curva de intensidad de selección con respecto a la fertilidad. (Basado en J. M. Emlen, 1970.)*

intensidad de selección, $I'_q(x)$ y $I'_m(x)$, para la mortalidad y fertilidad específicas de la edad, respectivamente. La intensidad de selección para la mortalidad específica de la edad se define por

$$I'_q(x) = \left|\frac{1}{R}\frac{\partial R}{\partial q_x}\right|$$

donde R es N_t/N_{t-1}, el cambio proporcional del tamaño de la población del tiempo $t-1$ al t, y q_x es la mortalidad que se produce de la edad $x-1$ a la x. La intensidad de selección para la mortalidad específica de la edad pues, es el grado en que un cambio de la mortalidad a cualquier edad (x) causa un cambio en el crecimiento total de la población. Podría esperarse que los genes con elevadas intensidades de selección cambiaran de frecuencia con mayor rapidez que aquellos que presentan una intensidad baja. Las mayores intensidades de ciertos genes podrían deberse al hecho de que causan una mortalidad superior o actúan en un momento en que el valor reproductivo es más elevado, o ambas cosas. Pueden verse ejemplos de curvas $I'_q(x)$ en la figura 4-18A. En general, la mortalidad específica de la edad en ciclos vitales óptimos debería ser alta en o cerca de la concepción, alcanzar un mínimo durante el ulterior período prerreproductivo y después de la edad de la primera reproducción, aumentar establemente con la edad. Los motivos de esta deducción son:

1. La curva $I'_q(x)$ decrece monótonamente a través de la vida; así pues, la selección contra los factores de mortalidad, incluida la senectud, se debilita establemente.

2. Sin embargo, la mortalidad en las proximidades del nacimiento es probablemente «precesiva», regresionando por selección natural hacia el zigoto para minimizar la pérdida de inversión parental. Este efecto será mejorado en casos de cuidado paterno prolongado con una gran inversión en la poca descendencia. Idéntico resultado fue obtenido por Hamilton (1966).

3. Las mejoras en el vigor medidas según una reducida mortalidad, pueden estar programadas por la fijación de genes modificadores y tenderán a avanzar en el período prerreproductivo hasta caer lo más cerca posible de la embestida de la madurez, donde producirán el mayor impacto, o sea, una relación $\partial R/\partial q(x)$ máxima. De hecho, las curvas de mortalidad presentan la forma esperada donde existen los requeridos datos, en percebes, dafnias, peces y aves. Las poblaciones humanas también se ajustan a ellas, según puede verse en la figura 4-18B.

La curva de intensidad de selección para la fertilidad se define paralelamente como

$$I'_m(x) = \left|\frac{1}{R}\frac{\partial R}{\partial m_x}\right|$$

y su forma esperada generalizada se representa en la figura 4-18C. Ya que los valores de $l'_m(x)$ decrecen monótonamente con la edad, la selección natural debería actuar en el sentido de mover los rasgos que incrementan la fertilidad hacia una edad más y más temprana, hasta ser detenidos por fuerzas selectivas opuestas. Lo que son estas fuerzas se presta a interesantes conjeturas, ya que muchas de ellas ciertamente implican desarrollo social. Los machos competidores, por ejemplo, necesitan tamaño físico para ganar dominancia, mientras que los vertebrados sociales de todos los tipos necesitan un tiempo de desarrollo para habituarse a su ambiente y desencadenar lazos con otros miembros del grupo.

El modelo de Emlen predice que un aumento de mortalidad a cierta edad, si se mantiene, estimulará a la selección natural a incrementar la mortalidad relativa en las edades que inmediatamente preceden y siguen a la edad en cuestión. Este resultado está de acuerdo con una temprana conjetura intuitiva de L. B. Slobodkin; «las causas de mortalidad se atraen entre sí». La nueva mortalidad también favorecería a la fecundidad reducida que sigue inmediatamente a la edad en cuestión. Un aumento mantenido de la fertilidad a una edad dada ocasionado, digamos, por un status nutritivo mejorado, tendrá como consecuencia que la selección natural induzca una mortalidad superior en fases tempranas de la vida así como en el período que inmediatamente sigue a la edad favorecida. También habría una tendencia a reducir la fertilidad en el medio y a finales de la vida. Una relación esencial similar entre fertilidad mejorada, reducción del tiempo de madurez reproductiva y una menor longevidad fue deducida por Lewontin (1965) mediante un diferente esfuerzo modelador.

Longevidad y baja fertilidad son rasgos compensadores favorecidos por la selección natural bajo una o dos condiciones ambientales opuestas. Si el ambiente es muy estable y predecible, la sobrevivencia y por tanto la longevidad se ven mejoradas para las especies que pueden apropiarse de parte del hábitat, ajustar las actividades a sus ritmos o tomar ventaja de la estabilidad. Semejantes organismos no considerarán una buena estrategia el atiborrar sus hogares con grandes números de descendientes, quienes pueden convertirse en potenciales competidores. En el extremo opuesto, un ambiente impredecible y severo causará que algunas especies (pero no todas) evolucionen hacia un estadio duradero y flexible de madurez en que usen sus energías con mayor éxito para la sobrevivencia que en un esfuerzo reproductivo. Puede demostrarse que la estrategia mejor para tales organismos es enzarzarse en una reproducción muy irregular en consonancia con los ocasionales buenos tiempos (Holgate, 1967). La longevidad es mejorada aún más cuando la sobrevivencia de la progenie no sólo es reducida sino impredecible en el tiempo (Murphy, 1968).

Las investigaciones sobre la evolución de la duración de la vida, conjuntamente con las aplicaciones en Sociobiología, incluyen las de Cole (1954), así como las de Anderson y King (1970) en la teoría general, Wilson (1966, 1971a) en las aplicaciones a los insectos sociales, Istock (1967) en ciclos vitales complejos, y King y Anderson (1971) en los efectos de la fluctuación poblacional.

SELECCIÓN DE *r* Y *K*

Los parámetros demográficos *r* y *K* están determinados en última instancia por la composición genética de la población. En consecuencia, están sujetos a la evolución de una forma que sólo recientemente ha empezado a ser estudiada por los biólogos con atención. Supongamos que una especie está adaptada para vivir en un hábitat de vida corta e impredecible, como la capa de malas hierbas en un nuevo claro del bosque, las superficies fangosas de los nuevos cañizales de un río o los fondos de las charcas de lluvia ricos en nutrientes. Tal especie tendrá más éxito si puede hacer bien tres cosas: 1) descubrir el hábitat con rapidez, 2) reproducirse con presteza para utilizar los recursos antes de que otra especie competidora explote el hábitat o que éste desaparezca y 3) dispersarse en la búsqueda de otros hábitats nuevos a medida que el actual se haga más inhóspito. Esta especie con una elevada *r* para utilizar las fluctuaciones ambientales y los recursos efímeros, se conoce por «estratega de *r*» o «especie oportunista» (Mac Arthur y Wilson, 1967). Un caso extremo de estrategas de *r* lo constituyen las especies fugitivas, que son expulsadas de los lugares que colonizan y sólo sobreviven gracias a su capacidad para dispersarse y ocupar nuevos lugares en una gran proporción (Hutchinson, 1951). Los estrategas de *r* hacen un completo uso de los hábitats que, a causa de su naturaleza temporal, mantienen a muchas poblaciones en cualquier momento dado en las partes bajas o ascendentes de la curva de crecimiento. Bajo circunstancias tan extremas, los genotipos de la población con una elevada *r* se verán consistentemente favorecidos (véase la figura 4-19). Menos ventajas concurrirán en los genotipos que sustituyen una capacidad para competir en circunstancias de apiñamiento (cuando $N = K$ o está próxima a ella) por una *r* elevada. Este proceso se denomina selección de *r*.

Una «estratega de *K*» o «especie estable», vive característicamente en un hábitat de larga duración, como un bosque viejo, la pared de una caverna o el interior de un arrecife de coral. Las poblaciones y aquellas especies con las que interactúan, están consecuentemente en o cerca de la saturación de su nivel *K*. Esto ya no es muy ventajoso para las especies de *r* elevada. Es más importante para los genotipos el conferir capacidad competitiva, sobre todo para apoderarse y mantener una parte del ambiente y de extraer la energía producida por éste. En plantas superiores, esta selección de *K* puede ocasionar individuos mayores, tales como arbustos y árboles, con capacidad para invadir las raíces y obstaculizar el paso de los rayos solares a las otras plantas que germinan en las proximidades. La selección de *K* en los animales podría ocasionar una especialización incrementada (para evitar interferencias con los competidores) o una tendencia a determinar y defender los

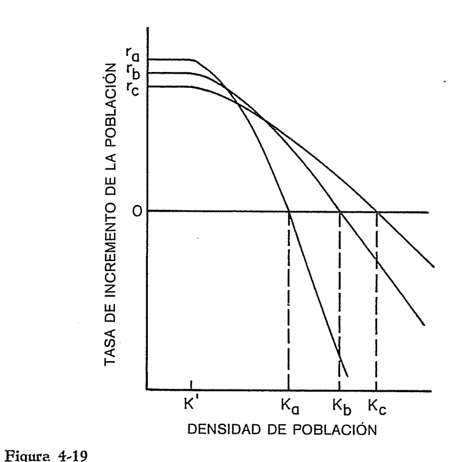


Figura 4-19

Un modelo de la relación entre la selección de r *y la de* K. *Tres genotipos* (a, b, c) *se enfrentan como competidores en la selección natural. A bajos niveles de población, digamos por debajo del valor crítico* K', *las poblaciones crecen según sus inalteradas tasas intrínsecas de crecimiento* (r_a, r_b, r_c). *En el equilibrio, cuando las tasas de crecimiento son cero, cada población está, por definición, en su capacidad de soporte* (K_a, K_b, K_c). *Si las curvas de las tasas de crecimiento se cruzan, como en este ejemplo, el genotipo* a *prevalecerá cuando los ambientes fluctúen lo bastante como para mantener a las poblaciones en crecimiento constante (selección de* r*); pero el genotipo* c *vencerá en ambientes lo bastante estables como para permitir a las poblaciones permanecer en o cerca del equilibrio (selección de* K*). (Modificación de Gadgil y Bossert, 1970.)*

territorios contra miembros de la misma especie. Permaneciendo constante todo lo demás, aquellos genotipos de los estrategas de K serán favorecidos hasta el punto de ser capaces de mantener en equilibrio a las más densas poblaciones. Los genotipos menos capaces de sobrevivir y de reproducirse bajo estas condiciones a largo plazo en cuanto a apiñamiento, serán eliminados. Los teoremas clásicos de selección natural fueron construidos en su mayoría teniendo en mente la selección de r. Fue MacArthur (1962) quien distinguió por primera vez los teoremas paralelos con referencia explícita a la selección de K.

Por supuesto, ambas formas de selección no se excluyen mutuamente. Como se sugiere en el esquema de la figura 4-19, r está sujeta, en todos los casos, a como mínimo alguna modificación evolutiva hacia arriba o hacia abajo, mientras que unas pocas especies están tan fuertemente protegidas para aproximarse a K que no están sujetas a ningún grado de selección de K. King y Anderson (1971), así como Roughgarden (1971), de hecho, han definido independiente un conjunto de condiciones según las cuales alelos competidores de r y K pueden coexistir en un polimorfismo balanceado. Pero en muchas ocasiones en que hay selección de K extrema, lo que causa poblaciones estables de individuos de larga vida, debe haber un descenso evolutivo en r. Para un genotipo o una especie que viva en un hábitat estable, no hay ventaja darwiniana en realizar un compromiso reproductivo si el esfuerzo reduce las probabilidades de sobrevivencia individual. En el extremo opuesto, debe abonarse un tributo al efectuar un esfuerzo reproductivo intenso que puede llegar incluso a la pérdida de la vida, si la disponibilidad temporal de hábitats vacíos garantiza que al menos unos pocos descendientes hallarán los recursos necesarios en orden a sobrevivir y a reproducirse. La mayor parte de descendientes de los estrategas de r perecerán durante la fase de dispersión, pero algunos probablemente hallarán un hábitat vacío donde renovar un nuevo ciclo vital.

El grado en que una población fluctúa no viene totalmente determinado por la predestinación de los genes de r y K. El modelo de cambio por sí mismo puede establecer una diferencia crucial (Mertz, 1971a, b). Si una población fluctúa de forma que pueda aumentar durante la mayor parte del tiempo, como se sugiere en la figura 4-20, tenderá a evolucionar como un selector de r del modo usual. Pero si fluctúa de manera que pueda disminuir, se favorecerán los genes que aplacen la

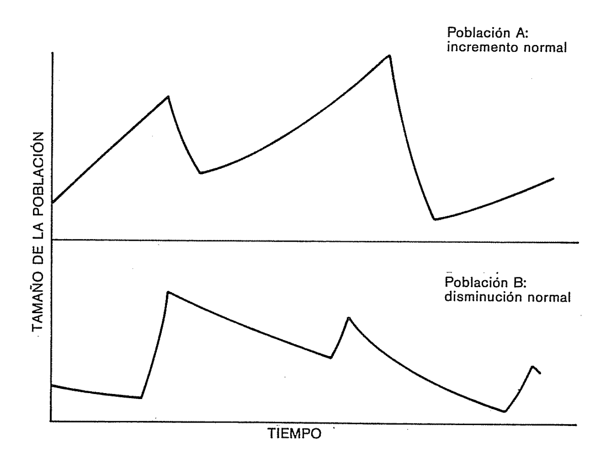


Figura 4-20

Dos modelos opuestos de crecimientos exhibidos por poblaciones con iguales grados de fluctuación. La evolución demográfica resultante de la población (A) *se espera que difiera en muchos detalles de la población* (B). *(De Mertz, 1971a.)*

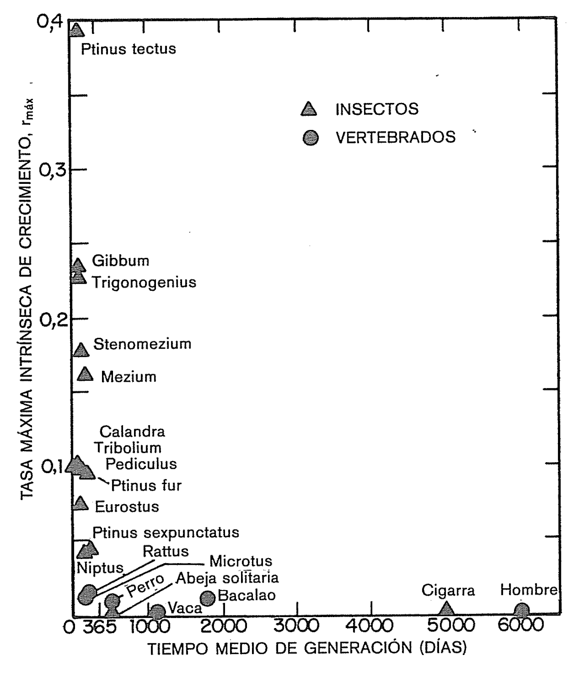


Figura 4-21

El umbral entre la selección de r *y de* K *coincide en muchos grupos de organismos con un aumento del tiempo de generación que va desde anual a perenne. Los insectos anuales, con una elevada* $r_{máx}$*, tienden a mostrar los rasgos esperados de los selectores de* r*, pero las cigarras de 13 años y los insectos sociales, incluida la abeja, son más estables. De forma similar, los roedores con un tiempo de apareamiento inferior a un año como* Microtus *y* Rattus*, están entre los vertebrados selectores de* r*. (De Pianka, 1970.)*

reproducción, maximalicen la longevidad y rebajen la tasa de disminución. Un ejemplo de población crónicamente descendente pudiera muy bien ser el cóndor de California *(Gymnogyps californianus)*, que ha disminuido gradualmente su área de distribución de hace 10 000 años, que abarcaba desde Florida hasta México, llegando a su pequeño refugio actual del centro de California. El cóndor es una de las aves de vida más larga y de reproducción más lenta de todas. El que estos rasgos demográficos evolucionaran en respuesta al retraimiento o lo causaran es algo que no puede establecerse en el estado actual de nuestros conocimientos.

Tabla 4-2

Algunas de las correlaciones de la selección de r *y la de* K *(modificación de Pianka, 1970.)*

Correlación	Selección de *r*	Selección de *K*
Clima	Variable y/o impredecible: incierto	Considerablemente constante y/o predecible: más seguro
Mortalidad	A menudo catastrófica, indirecta, independiente de la densidad	Más directa, dependiente de la densidad
Sobrevivencia	A menudo del tipo III	Normalmente de los tipos I y II
Tamaño de la población	Variable en el tiempo, sin equilibrio; usualmente muy por debajo de la capacidad de soporte del ambiente; comunidades no saturadas o porciones de ellas; vacíos ecológicos; recolonización cada año	Considerablemente constante en el tiempo, equilibrio; en o cerca de la capacidad de soporte del ambiente; comunidades saturadas; no hace falta recolonización
Competencia inter e intra-específica	Variable, a menudo laxa	Usualmente aguda
Abundancia relativa	A menudo no se ajusta al modelo de MacArthur del palo roto (C. E. King, 1964)	Frecuentemente se ajusta al modelo de MacArthur del palo roto (C. E. King, 1964)
Atributos favorecidos por la selección	1. Rápido desarrollo 2. r_{max} elevada 3. Reproducción precoz 4. Pequeño tamaño corporal 5. Semelparidad: una sola reproducción	1. Desarrollo más lento, mayor capacidad competitiva 2. Umbral más bajo de recursos 3. Reproducción retrasada 4. Mayor tamaño corporal 5. Iteroparidad: reproducciones repetidas
Longitud de vida	Corta, normalmente inferior a 1 año	Más larga, normalmente superior a 1 año
Énfasis en la utilización de energía	Productividad	Eficacia
Capacidad colonizadora	Grande	Pequeña
Comportamiento social	Débil, en su mayor parte cardúmenes, manadas, agregaciones	Frecuentemente bien desarrollada

Las correlaciones esperadas entre las selecciones de *r* y *K* en Ecología y comportamiento son numerosas y complejas (tabla 4-2 y figura 4-21). En general, las formas superiores de evolución social debieran ser favorecidas por la selección de *K*. El motivo es que la estabilidad de la población tiende

a reducir la corriente genética y por tanto, a aumentar la endogamia, mientras que al mismo tiempo promueve la pertenencia del territorio y los lazos sociales diversos que precisan de una más larga vida en ambientes más predecibles.

Los roedores son uno de los muchos grupos de animales que presentan tanto selección de *r* como de *K*. A juzgar por los relatos de Christian (1970), *Microtus pennsylvanicus* se halla en el extremo *r* del espectro. En los tiempos precolombinos, esta abundante especie de ratas campestres pudiera haberse visto restringida a praderas húmedas como las «praderas de castores», originadas por el abandono de grupos de castores. Estas praderas temporales dan rápidamente lugar a diversos estados de repoblación forestal, por lo que las especies que dependen de ellos deben adoptar una estrategia de rápido crecimiento de la población y de dispersión eficiente. *M. pennsylvanicus* atraviesa marcadas fluctuaciones de población que ocasionan grandes números de animales «flotantes», no territoriales, que emigran a través de largas distancias. Christian observó la invasión de una pradera de castores por parte de estas ratas de campo en menos de una semana después de su creación, en el transcurso de un año en que la población de *M. pennsylvanicus* era muy elevada. Las ratas de campo tenían que cruzar bosques inhóspitos para llegar al hábitat recién abierto. La estrategia de *r* preadaptó a *M. pennsylvanicus* para vivir en estos ambientes rápidamente cambiantes de tierra cultivada, donde hoy en día es una especie dominante en buena parte de América del Norte. Otras especies de roedores del mismo país, particularmente del género *Peromyscus*, se hallan próximas al extremo *K* de la escala. Originalmente habitan los hábitats continuos de América del Norte, sobre todo los bosques de árboles caducifolios orientales y las llanuras centrales. Sus poblaciones son más estables y raramente irrumpen de la forma espectacular en que lo hacen las ratas campestres y los lemings. El castor *(Castor canadensis)* está cerca de lo que podríamos calificar como un auténtico selector de *K*. En gran proporción, este mamífero designa y estabiliza sus propios hábitats con los diques y embalses que fabrica. Protegido de los depredadores por su gran tamaño y los seguros refugios acuáticos, así como por una rica fuente alimentaria, el castor presenta tasas de natalidad y mortalidad reducidas. Los jóvenes se van de los refugios paternos solamente después de un par de años. En consecuencia, las poblaciones de castores son mucho más estables que las de otros roedores.

A partir de los estudios con roedores ha empezado a surgir un principio que podría aplicarse a otros grupos de animales: *la tolerancia social de una especie ha evolucionado para amoldarse a la densidad y a la estructura óptima de la población.* Esta generalización, hecha explícita en primer lugar por Lidicker (1965) y Eisenberg (1967), y más tarde desarrollada independientemente a partir de otro punto de vista por Christian (1970), puede escindirse en tres especificaciones. En primer lugar, cuanto menor sea la densidad de equilibrio de la especie en la naturaleza, más pronto sus miembros empezarán a mostrar alguna forma de respuesta social dependiente de la densidad, como territorialismo y emigración. En segundo lugar, los umbrales de tales respuestas son superiores en especies oportunistas (con selección de *r*) que en otras más estables (con selección de *K*). En tercer lugar, los umbrales para varias respuestas sociales son máximos *dentro* de sociedades de las especies más sociales, aún cuando la tolerancia *entre* tales grupos pueda ser baja de acuerdo con las primeras dos relaciones, las cuales afectan a poblaciones globales antes que a sociedades. El principio de Lidicker-Eisenberg ha sido documentado incrementando artificialmente las densidades de roedores en laboratorio para observar la arremetida de las respuestas sociales, tanto si las normales probablemente sirven en el control de densidad de poblaciones libres como si los comportamientos patológicos que sobrevienen cuando los umbrales ordinarios de densidad son transgredidos.

Las estrategias oportunistas, en oposición a las poblaciones estables, se expresan de diversas formas en otras clases de organismos sociales. En briozoos ectoproctos, los tres tipos más comunes de crecimiento de colonias son: 1) lineal, en que la colonia avanza como una enredadera; 2) incrustante, en que la colonia se esparce por la superficie a manera de un liquen; y 3) tridimensional, en que la colonia crece en todas direcciones como un arbusto en miniatura. Los modelos geométricos desarrollados por K. W. Kaufmann (1970) muestran que las formas lineales producen más larvas en un período más corto y están mejor adaptadas a los micro-hábitats de vida más corta. Son estrategas de *r*. Las formas tridimensionales presentan una mayor productividad en largos períodos de tiempo, y presumiblemente también tienen algunas ventajas en la competición de las aglomeraciones que determina la composición de comunidades estables en organismos de este tipo. Además, probablemente se trata de estrategas de *K*. Los ectoproctos incrustantes ocupan una posición claramente intermedia.

Entre las aves, y particularmente las marinas y ciertos otros grupos que incluyen las grandes aves de presa y las carroñeras, es imposible discernir los grados ascendentes de los rasgos demográficos selectores de *K* y de la estabilidad poblacional (Amadon, 1964; Ashmole, 1963). En la competición por los lugares de anidamiento, el mirlo de tres colores *(Agelaius tricolor)* prevalece sobre los mirlos de alas rojas *(A. phoeniceus)* en virtud de su tolerancia para las densidades de población mucho más elevadas. El de tres colores ocupa los territorios menores y es altamente colonial, formando concentraciones de más de 100 000 nidos (Orians, 1961). Uno de los últimos selectores de *K* debe ser la pequeña *Leptotilos javanicus*. De acuerdo con Baker (1929), las tribus de las colinas de Assam han conocido una colonia desde los inicios de las tradiciones que perduran. En 1885, la población se hallaba en un bosque húmedo y virgen, estando formada por 15 nidos. Hacia 1929, el bosque había sido aclarado y la colonia estaba rodeada de tierras cultivadas, pero todavía estaba formada por 15 nidos. La gran estabilidad parece ser una

característica de muchas especies de aves coloniales. Los refugios de invierno del cuervo *(Corvus brachyrhynchos)* en los Estados de Nueva York y California han persistido a través de 50 años y a pesar de los cambios radicales en la vegetación circundante (J. T. Emlen, 1938, 1940). Los terrenos en que el macho del lagópodo *Pedioecetes phasianellus* se exhibe a las hembras han persistido más allá de lo que alcanzan las memorias tribales de los indios locales (Armstrong, 1947). Los alcatraces *(Sula bassana)* se han reproducido continuamente en Bass Rock, Escocia, desde el siglo XV, mientras que una colonia de garzas reales *(Ardea cinerea)* ha persistido en los parques del castillo de Chilham, en Kent, Inglaterra, desde finales del siglo XIII (Gurney, 1913; Nicholson, 1929). Estos hechos son potencialmente muy importantes para la teoría de la evolución de los controles altruistas de la población, pues indican que en la mayor parte de las especies más sociales, las tasas de extinción de la población son demasiado bajas como para generar la intensidad interpoblacional de selección necesaria en el sentido de favorecer genes altruistas con referencia a la población como un todo (véase capítulo 5).

Un caso insólito e interesante de adaptación de *K* convergente lo presentan muchos grupos independientemente evolucionados de mamíferos devoradores de hormigas. Estos animales presentan bajas densidades, pero disfrutan de una fuente alimentaria relativamente estable, a menudo dispersa, que son las colonias de hormigas y termes, en las que se han especializado. Armadillos (*Orycteropus afer,* orden Tubulidentata), pangolines (*Manis* sp., orden Pholidota) y osos hormigueros (*Myrmecophaga jubata,* orden Edentata), son conocidos por sus hábitos solitarios, bajas tasas reproductivas, unión persistente de los jóvenes con la madre y carencia de comportamiento agresivo. Es probable que los mismos rasgos sean compartidos por los menos conocidos (*Proteles cristatus,* un hiénido), los osos bezudos (*Melursus ursinus,* un auténtico oso) y los hormigueros listados (*Myrmecobius fasciatus,* un marsupial), todos los cuales tienen una alimentación basada primordialmente en termes.

En contraste, los últimos selectores de *K* se encuentran probablemente entre los artrópodos. Muchas especies de ácaros, por ejemplo, son altamente fugitivas en su estrategia. Dependen del descubrimiento de bonanzas tales como grandes pedazos de alimento echado a perder o grandes insectos de vida corta que puedan ser parasitizados. Como Mitchell (1970) ha apuntado en su reciente análisis, la clave del éxito para estos organismos reside en la máxima dispersión de hembras fecundadas. Sus mecanismos incluyen dispersión a muy temprana edad, reducción del cociente machos/hembras maximalizar el número absoluto de hembras y la disminución de la biomasa que les permita viajar a través de distancias lo más largas posible como plancton aéreo y como «auto-stopistas» de otros organismos. Hay también una tendencia en las hembras a aparearse antes de la dispersión, con el resultado de que un solo individuo puede fundar una población entera.

EVOLUCIÓN DE LA CORRIENTE GENÉTICA

La distancia que los organismos recorren desde su lugar de nacimiento es una fuerza limitante en la Evolución. Los movimientos ligeros ocasionan un tamaño efectivo de la población pequeña, mayor endogamia y una pérdida estable de variabilidad genética. Los movimientos grandes desembocan en el encharcamiento genético de la adaptación local y en la ruptura de los lazos sociales. Los detalles de esta corriente genética también tienen repercusiones. La tendencia de los genotipos a emigrar con tasas distintas puede causar variación geográfica y polimorfismo genético balanceado dentro de las especies. La tendencia de distintos sexos y grupos de edad a emigrar diferencialmente, pueden ejercer una influencia profunda sobre la estructura social.

La emigración está a menudo fuertemente predispuesta con respecto al sexo y a la edad. La evidencia también muestra que los jóvenes adultos generalmente recorren distancias más largas (figura 4-22). Estos datos están de acuerdo con la inferencia teórica de que los organismos evolucionan para viajar al mismo tiempo que alcanzan su máximo valor reproductivo. La dispersión programada está particularmente estereotipada en los insectos (Johnson, 1969; Dingle, 1972a). Se produce no a través de movimientos exploratorios locales, sino mediante auténticas migraciones durante las que los insectos viajan de forma dura y persistente y no se distraen fácilmente con los estímulos que en otras circunstancias gobiernan sus vidas. El proceso es altamente adaptativo, habiendo evolucionado en respuesta a la brevedad del ciclo vital de los insectos y a la naturaleza normalmente transitoria de sus zonas de reproducción. Como regla, la intensidad de una actividad migratoria

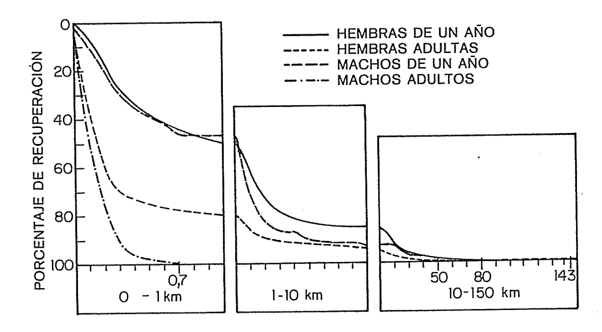


Figura 4-22
Diferencias de edad y sexo en la dispersión del papamoscas cerrojillo (Ficedula hypoleuca) *en Alemania. El eje vertical está formado por las recuperaciones acumulativas de 4000 aves asociadas en bandadas. (Tomado de Berndt y Sternberg, 1969.)*

programada en una especie individual está inversamente relacionada con la estabilidad de su hábitat predilecto. El vuelo migratorio en particular es el primer acto de locomoción en la mayoría de insectos alados. El vuelo se ajusta a unos patrones adecuados a las necesidades individuales de la especie. Los miembros de algunas especies, como las langostas y las mariposas blancas migratorias *Ascia monuste*, llevan a cabo largos y poderosos vuelos en una sola dirección. Una mayoría, sin embargo, usan las alas para ser transportadas por el viento. Los períodos migratorios se hallan estrictamente programados. Los vuelos son normalmente guiados por adultos jóvenes, sobre todo hembras que reducen el desarrollo ovárico al período de máxima probabilidad de vuelo. La migración de un insecto es usualmente desencadenada por estímulos que advierten de la proximidad de condiciones favorables para el vuelo o que informan al insecto acerca de una apropiación fisiológica para él mismo. La rigidez de muchos de los sistemas puede ejemplificarse con el caso del coleóptero *Trypodendron lineatum*. Cuando los adultos abandonan por primera vez su escondrijo, son positivamente fototácticos e intentan volar. Durante el vuelo, acumulan aire hasta que se forma una especie de burbuja en el proventrículo, el «buche» situado en el fondo del intestino anterior; la burbuja causa una reversión a fototaxis negativa y se posa. Si el experimentador hincha el proventrículo de un escarabajo que previamente estaba volando, dejará de hacerlo; pero si pincha la burbuja, volará de nuevo.

Aunque los vertebrados no son tan mecánicos como los insectos en sus respuestas, sus modelos de dispersión también pueden predecirse bien. Los individuos que se dispersan en las poblaciones de roedores, desde ratones hasta castores, son casi invariablemente adultos jóvenes y sus movimientos son precipitados por interacciones agresivas con los residentes territoriales más seguros y generalmente más viejos. Sadleir (1965) propuso, y Healey (1967) lo demostró experimentalmente, que la agresividad del ratón de patas blancas *(Peromyscus maniculatus)* alcanza un máximo durante la época de celo, y los jóvenes son masivamente excluidos, dispersados, padeciendo la mayor mortalidad. La regla de la movilidad juvenil, sin embargo, no es invariable. En la más social de todas las especies de roedores, el perro de las praderas de cola negra, son los adultos quienes inician los nuevos sistemas de madrigueras y extienden los límites de las comunidades.

En sociedades de mamíferos semicerradas, como las tropas de babuinos y las familias de leones, los machos jóvenes son los que se dispersan primero. El modelo de corriente genética para estos casos es muy consistente: el animal joven abandona la sociedad parental, entra en un período nómada solo o con otros miembros del mismo sexo y finalmente se une a un nuevo grupo. En sociedades cerradas, así como en sistemas territoriales no sociales, parece ser que no existe un predominio sexual en la dispersión. En algunas especies, la emigración es emprendida principalmente por los machos, en otras por las hembras e incluso en otras, por ambos sexos igualmente.

Por debajo de la evolución de la corriente génica hay el proceso de *selección de migrantes* o aptitud diferencial de los genotipos causado por variaciones en su tendencia a emigrar. Un genotipo más propenso a mudarse podría perecer antes, pero puesto a aventurarse presenta dos ventajas. En primer término, es más probable que colonice hábitats vacíos y, como apuntamos en la selección de *r*, esta ventaja se contrarresta si el hábitat predilecto de la especie es muy transitorio en la naturaleza. En segundo término, puede existir un «efecto minoritario» descubierto en *Drosophila* y que podría existir en algunas otras especies. A medida que los machos se hacen más raros en relación con los machos de otros genotipos, aumentan sus éxitos en cuanto a apareamiento. Así pues, los inmigrantes que llegan a una población genéticamente distinta de la suya propia gozan de una ventaja inicial. La selección de los migrantes puede correr pareja con la individual y la de grupo, en cuyo caso las tres formas básicas de selección simplemente se refuerzan entre sí. Los genotipos migrantes, sin embargo, pueden hallarse en desventaja respecto a competición con los no migrantes, dentro de poblaciones establecidas, o su presencia puede aumentar la probabilidad de extinción de las poblaciones como un todo. Bajo estas condiciones, la presión de selección es contraproducente, por lo que puede surgir un estado de polimorfismo dentro de la especie (Maynard Smith, 1964; Levins, 1970; Van Valen, 1971). La selección de migrantes ha sido documentada por los polimorfismos en la transferrina y leucina-aminopeptidasa de los ratones campestres *Microtus ochrogaster* y *M. pennsylvanicus* (Myers y Krebs, 1971); y su existencia ha sido inferida en estudios de laboratorio con ratas domésticas y *Drosophila* (Thiessen, 1964; Narise, 1968), así como en poblaciones libres de la mariposa *Euphydryas editha* (Gilbert y Singer, 1973). En los estudios con *Peromyscus* y *Drosophila*, el polimorfismo se mantenía mediante contrarrestación individual y selección de migrantes.

Las propiedades de las curvas de dispersión y las probabilidades de éxito en la colonización bajo condiciones ambientales diversas han sido formalmente investigadas por MacArthur y Wilson (1967), así como por MacArthur (1972). Una distinción significativa puede establecerse entre las declinaciones normal y exponencial de los organismos dispersos a través del espacio. Una distribución exponencial podrá tener lugar si el propágulo se mueve en una dirección constante y con una probabilidad igualmente constante de que deje de moverse. Este podría ser el caso de los propágulos terrestres pasivos transportados sobre el mar por un viento estable o un ciclón hasta que, uno por uno, los propágulos lleguen al agua. El número de propágulos que aún seguirían moviéndose después de haber recorrido una distancia *d* sería de $e^{-d/\Lambda}$, donde Λ es la distancia media de dispersión para todos los propágulos. La dispersión exponencial podría ser común, sino universal, en plantas e insectos que diseminan propágulos pasivamente en el aire. En contraste, podría esperarse una distribución normal cuando los animales se mueven según una ruta que cambia al azar, buscando por el suelo o el aire sin una orientación de gran autonomía. En esto también podría desembocar un viaje en una

«balsa», como un tronco flotante, que presenta una persistencia en el tiempo normalmente distribuida, o de un movimiento a través de un conjunto de rutas por un período de tiempo que está normalmente distribuido por motivos fisiológicos. La fracción de individuos que aún se mueven a una distancia x decrece más bien según e^{-x^2} que según e^{-x}. Más precisamente, una fracción

$$\sqrt{\frac{2}{\pi}}\,\frac{e^{-d^2/2}}{d}$$

alcanzará una distancia d o superior. Estos dos tipos de curvas puede esperarse que generen intensas diferencias en los patrones de corriente genética y colonización.

Los análisis del valor adaptativo de la dispersión han sido confundidos por el desacuerdo en el nivel en que opera la selección. W. L. Brown (1958) y Howard (1960) estuvieron pensando al menos en parte en la selección de grupo, cuando postularon que los papeles de la dispersión eran reducción de la endogamia, extensión del área de distribución de la especie y reinvasión de las zonas perturbadas. Brown, además, formuló la hipótesis de que las fluctuaciones de la población aceleraban estos procesos funcionando como un motor que dirige una adaptación general a lo largo de toda la especie. Semejantes «funciones», si existen como adaptaciones darwinianas de primer orden, subordinarían en muchas circunstancias el bienestar del individuo al de la población. Esta concepción explícita fue adoptada por Wynne-Edwards (1962), quien interpretó que la emigración era una de las convenciones altruistas utilizadas en la regulación de la densidad de población. Levins (1965) y Leigh (1971) han llegado a calcular la tasa óptima de corriente génica dentro de una población en términos de costes y beneficios para la población como un todo. El razonamiento de Leigh es el siguiente. Supongamos que en un ambiente cambiante un alelo es sustituido por otro cada n generaciones, por término medio. Cada sustitución reducirá el tamaño de la población en $(1/n)$ log (s/u), donde s es el coeficiente de selección y u es la proporción de población que estaba compuesta, antes de que el ambiente cambiase y el genotipo se viera favorecido, por individuos nuevamente inmigrados pertenecientes al genotipo. ¿Cuál es la tasa de inmigración generación por generación (u) que causará una menor pérdida de población, si el ambiente cambia cada n generaciones? Leigh demostró que este nivel óptimo es $u = 1/n$. Si el efecto existe en la naturaleza, esperaríamos que una especie viviera en un ambiente muy oscilante $(1/n)$ para ajustar su tasa y distancia de dispersión hacia arriba.

Aún es realmente tentador considerar a la especie como un mecanismo homeostático en relación con los parámetros de su propia población, tales como tasas de mutación y dispersión. Pero existe una hipótesis alternativa, desarrollada por Lidicker (1962), Murray (1967), Johnson (1969), Gilbert y Singer (1973) y otros, formalizada en modelos matemáticos por D. Cohen (1967) y Gadgil (1971). Sostiene que el comportamiento dispersivo está modelado por la selección natural a nivel individual. La emigración está programada de forma que se tome un individuo de una localidad cuando las circunstancias favorecen (aunque ligeramente) que el mayor éxito procederá del intento de establecerse en otra localidad. Las consecuencias de la emigración para la población están consideradas como efectos de segundo orden. El lector reconocerá que la evolución de la dispersión es un tema más, como el altruismo y el comportamiento territorial, en que la elección entre hipótesis debe convertirse en una información precisa acerca de la intensidad de la selección de grupo. Ahora ya estamos listos para acometer una revisión exhaustiva de este importante pero complejo tema en el siguiente capítulo.

Capítulo 5

Selección de grupo y altruismo

Periodista:	*Cuando usted corre por Finlandia en todas las pistas del mundo, ¿siente que lo está haciendo para aportar fama a una nación desconocida por otras?*
Nurmi:	*No. Corro para mí mismo, no para Finlandia.*
Periodista:	*¿Ni siquiera en los Juegos Olímpicos?*
Nurmi:	*Ni siquiera entonces, y todavía menos. En las Olimpiadas, Paavo Nurmi importa más que nunca.*

¿Quién no siente al menos una brizna de admiración por Paavo Nurmi, el último individuo seleccionista? En el extremo opuesto, compartimos una forma distinta de aprobación, de tono más cálido pero de textura inequívocamente más débil, por los astronautas del Apolo 11 que dejaron su mensaje en la Luna, «Vinimos en paz para toda la humanidad». Este capítulo trata de la selección natural a nivel de la selección entre el individuo y la especie. El eje será la cuestión del altruismo o rendición de la aptitud genética personal en vistas a la mejora de la aptitud genética personal en otros.

SELECCIÓN DE GRUPO

La selección puede decirse que opera a nivel de grupo, y por tanto se conoce con el nombre de selección de grupo, cuando afecta a dos o más miembros del linaje del grupo como unidad. Justamente por encima del nivel de individuo podemos delimitar varios de estos grupos de linaje: un conjunto de hermanos, padres y su descendencia; una tribu de familias estrechamente relacionadas hasta al menos el grado de primos terceros; y así sucesivamente. Si la selección opera sobre cualquiera de los grupos como unidad u opera sobre un individuo de cualquier forma que afecte a la frecuencia de genes compartidos en la descendencia común de los parientes, el proceso se denomina selección familiar. A un nivel superior, toda una población que se reproduzca puede constituir la unidad, por lo que las poblaciones (o sea, demes) poseedoras de genotipos diferentes se extinguirán diferencialmente o diseminarán distintos números de colonizadores, en cuyo caso hablaremos de selección interdémica (o interpoblacional). Los niveles ascendentes de selección pueden observarse en la figura 5-1. El concepto de selección de grupo fue introducido por Darwin en *El origen de las especies* y debe tenerse en cuenta para la evolución de castas estériles en insectos sociales. El término selección intergrupos, en el sentido definido aquí de selección interpoblacional, fue utilizado por Sewall Wright en 1945. Esencialmente la misma expresión (*Gruppenauslese,* en alemán) fue usada independientemente y con el mismo significado por Olavi Kalela (1954, 1957), mientras que la frase selección familiar lo fue por J. Maynard Smith (1964). La clasificación adoptada aquí es, aproximadamente, la recomendada por J. L. Brown (1966). La selección también puede actuar a nivel de especie o grupos enteros de especies relacionadas. El proceso, muy bien conocido por paleontólogos y biogeógrafos, es responsable de los modelos familiares de sucesión dinástica en grupos principales, como ammonites, escualos, graptolites y dinosaurios, a través del tiempo geológico (Simpson, 1953; P. J. Darlington, 1971). Incluso es posible concebir la extinción diferencial de ecosistemas enteros que involucren a todos los niveles tróficos (Dunbar, 1960, 1972). Sin embargo, la selección a estos niveles superiores probablemente no sea importante en la evolución del altruismo, por el simple motivo siguiente. En orden a contrarrestar la selección individual, es preciso poseer tasas de extinción

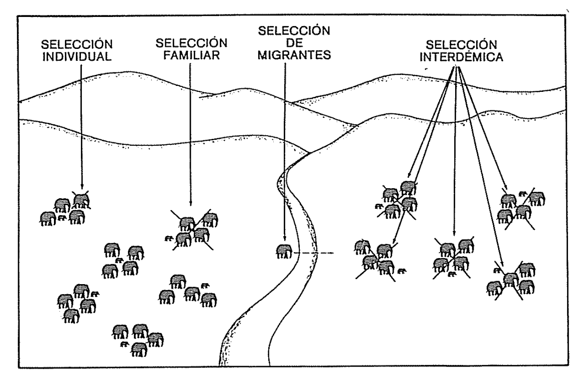


Figura 5-1
Niveles ascendentes de altruismo. La selección de grupo está constituida por la selección familiar, en que la unidad es un conjunto de individuos relacionados, o por la selección interdémica (llamada también selección interpoblacional), en que poblaciones enteras disminuyen o se extinguen a distintas tasas. La tendencia diferencial a la dispersión se llama selección de migrantes.

de la población de magnitud comparable. Las especies nuevas no surgen lo bastante rápido como para ser probadas de esta forma, al menos cuando las especies son tan divergentes genéticamente como las estudiadas por los biogeógrafos. La misma restricción puede aplicarse a los ecosistemas.

Las selecciones familiar e interdémica puras constituyen los extremos de un gradiente de selección sobre los conjuntos siempre crecientes de individuos relacionados. Son lo bastante distintos como para requerir formas diferentes de modelos matemáticos, y sus resultados son cualitativamente desiguales. Según el comportamiento de los organismos y sus tasas de dispersión entre sociedades, la zona de transición entre selección familiar e interdémica para la mayoría de especies probablemente se produce cuando el grupo es lo bastante grande como para contener, en cualquier parte, del orden de 10 a 100 individuos. En este punto se llega al límite superior del tamaño familiar y pasa a los grupos de familias. También puede verse el límite superior en el número de miembros del grupo que un animal puede recordar y con quienes puede establecer lazos personales. Finalmente, de 10 a 100 es el intervalo en que los números efectivos de población (N_e) de la gran mayoría de especies de vertebrados caen. Así pues, las agregaciones de más de 100 están genéticamente fragmentadas y la geometría de su distribución tiene mucha importancia para su microevolución.

SELECCIÓN INTERDÉMICA (INTERPOBLACIONAL)

Un conjunto de poblaciones pertenecientes a la misma especie podría denominarse metapoblación. Puede concebirse más fructíferamente como una entidad parecida a las amebas esparcida por un número fijo de zonas (Levins, 1970). En cualquier momento, una zona dada puede que contenga una población o no; las zonas vacías son ocasionalmente colonizadas por los inmigrantes que forman las nuevas poblaciones, mientras que las viejas se extinguen, dejando a su vez una zona vacía. Si $V(t)$ es la proporción de zonas que soportan poblaciones en el tiempo t, m es la proporción receptora de migrantes en un momento dado (ya estén ocupadas o no), mientras que $\bar{E}$ es la proporción de poblaciones que se extinguen en un momento dado,

$$\frac{dV}{dt} = mg(V) - \bar{E}V$$

La función $g(V)$ debe decrecer con la proporción de lugares ya ocupados, relación que puede expresarse simplemente por

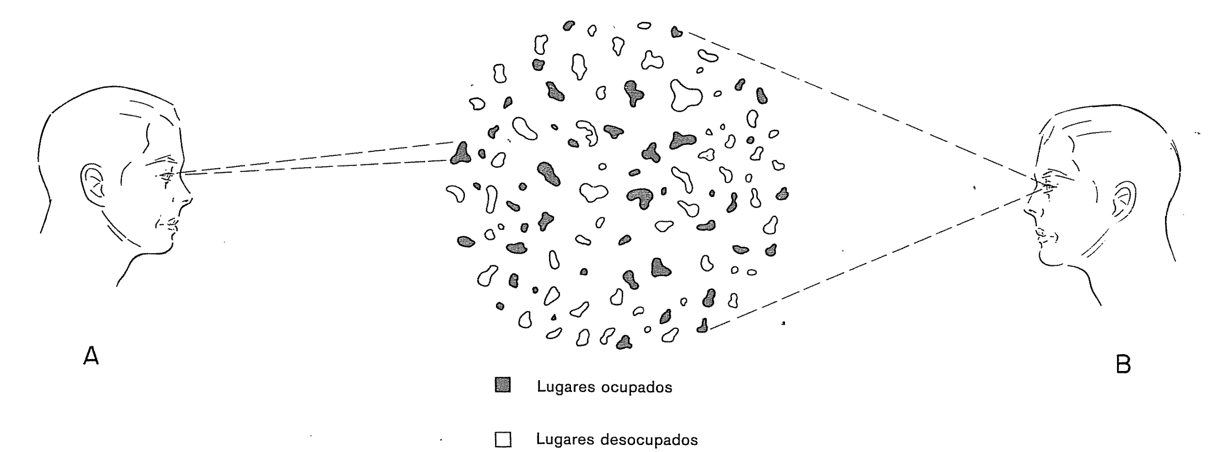
$$\frac{dV}{dt} = mV(1 - V) - \bar{E}V$$

En el equilibrio, la proporción de zonas ocupadas es

$$V = 1 - \frac{\bar{E}}{m}$$

donde la metapoblación sólo puede persistir si $\bar{E} < m$. Así pues, el sistema es metafóricamente considerado a través del tiempo evolutivo como un nexo de zonas, cada una de las cuales entra en escena a medida que la población la coloniza y desaparece cuando sobreviene la extinción. En el equilibrio, la tasa de este «centelleo» y el número de lugares ocupados son constantes, a pesar de que el modelo de ocupación constantemente varíe. La imaginación puede convertirse en realidad sólo cuando el observador sea capaz de delimitar las poblaciones mendelianas reales en el sistema. Las complicaciones que surgen de este problema se ilustran en la figura 5-2.

Considerando la selección interdémica, es importante distinguir la cronología del proceso de extinción en la historia de la población (figura 5-3). Hay dos momentos en los cuales la extinción es más probable: justamente al inicio, cuando los colonos luchan para establecerse en el lugar, e inmediatamente después de que la población haya alcanzado (o sobrepasado) la capacidad de soporte del lugar, por lo que existe un mayor peligro de perecer por inanición o destrucción del hábitat. Lo primero puede considerarse como extinción de r y lo segundo, de K, apreciando el paralelismo de esta dicotomía con la selección de r y K. Cuando las poblaciones están más sujetas a la



extinción de *r*, los rasgos altruistas favorecidos por la selección de grupo serán probablemente del tipo «pionero». Conducirán al apiñamiento de la pequeña población, a la defensa mutua contra los enemigos y a la búsqueda cooperativa de alimento, así como a la construcción en común de los nidos. La regla a observar será la máxima supervivencia *media* y fertilidad del grupo; en otras palabras, la maximalización de *r*. Lo contrario de la extinción según el ln *K* es cierto. El premio reside ahora en las «cualidades urbanas» que mantienen el tamaño de la población por debajo de niveles peligrosos. La presión extrema procedente de los controles dependientes de la densidad de naturaleza externa es evitada. La ayuda mutua alcanza valores mínimos y entran en juego las contenciones personales sobre las formas de utilización disminuida del hábitat, así como el control de nacimientos.

Estos dos niveles de extinción pueden distinguirse en las poblaciones del áfido *Pterocomma populifoliae* descritas por Sanders y Knight (1968). La especie es altamente oportunista, colonizando los retoños de los álamos temblones y multiplicándose con rapidez hasta formar pequeñas poblaciones aisladas. Las tasas de extinción son muy elevadas. Las primeras colonias, formadas por una primera generación de colonos, son eliminadas por los depredadores errantes, incluyendo arañas y mariquitas adultas. Las colonias más viejas adquieren depredadores residentes tales como sírfidos y camémidos, así como algunas especies de mariquitas, que se alimentan de ellos. Estos depredadores, ayudados por la emigración de muchos de los áfidos supervivientes, eliminan a menudo colonias enteras.

Las colonias muy jóvenes que están creciendo probablemente están formadas por individuos estrechamente relacionados. La selección interdémica por extinción de *r* es intrínsecamente difícil de separar de la selección familiar, y en casos extremos, es probablemente idéntica a ella. Un segundo factor

Figura 5-2
La metapoblación es un conjunto de poblaciones que ocupan un cúmulo de puntos habitables. A causa de la extinción constantemente recurrente no totalmente eliminada por las nuevas inmigraciones, un cierto porcentaje de lugares están siempre vacíos, aunque algunos distintos están vacíos en distintos momentos. El observador (A) *distingue con precisión cada población y puede estimar correctamente las tasas de extinción e inmigración. El observador* (B) *ve de forma incorrecta toda la metapoblación como una población y subestimará las tasas de extinción e inmigración.*

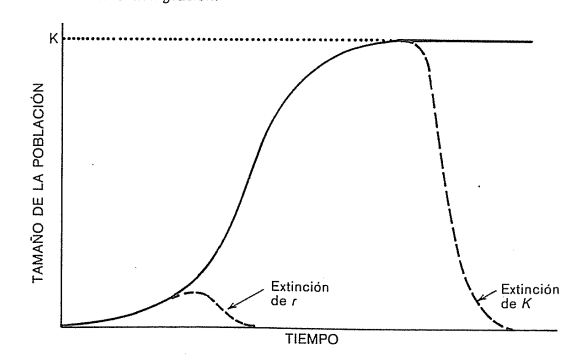


Figura 5-3
La extinción de una población se produce la mayor parte de las veces en una etapa temprana de su crecimiento, sobre todo cuando los primeros colonizadores intentan establecer una posición (extinción de r*), o después de que la capacidad del ambiente haya alcanzado o rebasado un límite y se produzca un cataclismo (extinción de* K*). Las consecuencias evolutivas son, en potencia, radicalmente distintas. (De Wilson, 1973.)*

que hace que el proceso sea difícil de analizar es el cambio de frecuencias génicas debido a la deriva genética. En poblaciones de más o menos diez individuos, la deriva puede eliminar por completo el efecto de la extinción diferencial dentro de una metapoblación. Por este motivo, los análisis se han centrado sobre poblaciones mayores y los resultados más generales obtenidos son fácilmente aplicables a la selección interdémica por extinción de *K*.

Nuestra comprensión corriente de la selección interdémica contrarrestante puede entenderse con superior claridad si se considera su desarrollo histórico. En 1932, Haldane estableció unos pocos elementos de una teoría general que son igualmente aplicables a las selecciones interdémica y familiar. Pensó que difícilmente podría ver cómo los rasgos altruistas aumentan en las poblaciones. «Un estudio de estos rasgos implica la consideración de pequeños grupos. Para que un carácter de este tipo se extienda por la población, hace falta sólo que los genes que lo determinan sean llevados por un grupo de individuos relacionados cuyas probabilidades de dejar descendencia se ven aumentadas por la presencia de estos genes en un miembro individual del grupo cuya propia viabilidad privada reducen.» Haldane prosiguió demostrando que el proceso es factible si los grupos son lo bastante pequeños como para conferir a los altruistas una rápida ventaja. Observó que el altruismo podría ser estable en una metapoblación si los genes se fijaran en grupos individuales por deriva, hecho posible por el pequeño tamaño de los grupos o al menos, de la nueva población fundada por algunos de sus emigrantes. Por algún motivo, Haldane pasó por alto el papel de la extinción diferencial de la población, lo que podría haberle conducido al lógico paso siguiente en el desarrollo de una teoría completa.

Desde el principio de Wahlund (1926) hasta el desarrollo, en los años treinta y cuarenta, del «modelo insular» de la Genética de poblaciones por Sewall Wright, existen varios caminos separados. Para una revisión formal y comprensible de la cuestión, remitimos al lector al segundo volumen del reciente tratado de Wright (1969). El modelo insular fue explícitamente relacionado con la evolución del comportamiento altruista por Wright en su ensayo de 1945 de G. G. Simpson *Tempo and Mode in Evolution*. La formulación fue casi idéntica a la de Haldane, aunque realizada de forma independiente. Wright consideraba que un conjunto de poblaciones divergentes por deriva genética y adaptación a ambientes locales podían intercambiar genes. El modelo es lo que Wright ha calificado persistentemente de «factor más creativo de todos» en la Evolución. En el caso especial considerado aquí, los genes desventajosos (altruistas, por ejemplo) pueden prevalecer por encima de todas las metapoblaciones si las poblaciones a las que ayudan son lo bastante pequeñas como para permitirles una deriva elevada, y si las poblaciones ayudadas envían un número desproporcionado de emigrantes. Al igual que Haldane, Wright no considero el efecto de la extinción diferencial en el equilibrio de las metapoblaciones. Tampoco dio lugar a ningún modelo aproximado de teoría completa sobre evolución altruista. Es curioso que cuando W. D. Hamilton volvió a iniciar la teoría de la selección de grupos veinte años más tarde, no se inspiró en el modelo insular sino en los estudios de Wright sobre relación y endogamia, lo que le condujo al tópico de la selección familiar.

El siguiente paso en el estudio de la selección interdémica lo dieron los ecólogos, que en su mayoría no estaban al tanto de la teoría genética. Kalela (1954, 1957) postuló que la selección de grupo es un mecanismo responsable de la reproducción menor en las poblaciones subárticas de ratas campestres. Consideró las carestías de alimentos como factor controlador último, pero que el control de las poblaciones durante los tiempos de abundancia prevenían la inanición durante los períodos de escasez. Kalela dedujo correctamente que el auto-control en cuestión de aptitud individual sólo puede evolucionar en grupos que no posean los genes del auto-control y que se vean periódicamente diezmados o extinguidos como consecuencia directa de esta falta de auto-control. Kalela añadió una característica más a este esquema que incrementaba sustancialmente su credibilidad. Sugirió que las poblaciones de roedores, en muchos casos, están realmente compuestas por grupos familiares extendidos, por lo que aquella auto-restricción es la forma de que las tribus genéticamente aliadas mantengan su patrimonio, mientras que otras de la misma especie se devoran entre sí hasta extinguirse. En otras palabras, la forma más poderosa de selección interdémica es la que se aproxima a un sistema especial de selección familiar. Kalela creyó que idéntica forma de estructura de la población y selección de grupo podría caracterizar a muchos otros roedores, ungulados y primates. Puntos de vista independientes pero similares fueron brevemente expresados por Snyder (1961) y Brereton (1962).

Quedaba para Wynne-Edwards, en su libro *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour* (1962), atraer la atención de una amplia audiencia biológica sobre el tema. La contribución de Wynne-Edwards consistió en llevar la teoría del auto-control por parte de la selección de grupo hasta un punto extremo, que algunos de sus críticos calificaron de reducción al absurdo, forzando una evaluación de sus poderes y debilidades.

Los alimentos pueden constituir el factor *último*, pero no pueden ser invocados como el agente *próximo* en el cambio de los números sin desastrosas consecuencias. Por analogía con la experiencia humana debemos ver si no hay alguna contrapartida natural en la limitación de los acuerdos que el hombre proporciona sólo con sus remedios conocidos contra el exceso de pesca (algún tipo de convención dependiente de la densidad), basados en la cantidad de alimento disponible pero previniendo «artificialmente» la intensidad de explotación que rebase un nivel óptimo. Semejante convención, de existir, no sólo debería estar estrechamente ligada a la situación alimentaria y operar de una forma muy (o perfectamente) dependiente de la densidad en su actuación, sino que también fuera capaz de eliminar las disputas directas en la caza, que han probado ser tan destructivas y extravagantes en la experiencia humana.

Los principales conceptos de este esquema son «limitación de los acuerdos» y «convención». Las convenciones sociales

son artificios mediante los que los animales recortan su propia aptitud individual en bien de la sobrevivencia del grupo. Los efectos dependientes de la densidad citados por Wynne-Edwards que implican convenciones sociales abarcan toda una extensa gama: fertilidad reducida, status jerárquico inferior, abandono o asesinato directo de la descendencia, tensión endocrina, retraso del crecimiento y de la madurez, etc. El sacrificio en cada una de estas categorías es considerado como una contribución individual al mantenimiento de la población por debajo de niveles de choque. Buena parte del comportamiento social fue interpretado por Wynne-Edwards como despliegues epideícticos, formas de comunicación mediante las cuales los miembros de una población se informan mutuamente sobre la densidad y el grado en que cada miembro debería disminuir su propia aptitud. Los ejemplos de ostentación epideíctica (distintos de las ostentaciones epigámicas que sólo funcionan en el cortejo) incluyen la formación de enjambres de apareamiento en insectos, bandadas en aves e incluso migración vertical en el zooplancton. Las ostentaciones son pues la parte comunicativa más evolucionada de las convenciones sociales.

Lo que ha constituido una fuente de confusiones, especialmente entre los no biólogos, es lo que Wynne-Edwards calificó de diferente. Él mismo estableció más tarde (1971): «Hace ya siete años que lancé la hipótesis de que el comportamiento social juega un papel primordial en la regulación natural del número de animales». Esto no es correcto. El papel del comportamiento en la regulación de la población ya es viejo y nunca se puso en entredicho. Lo que Wynne-Edwards propuso fue la hipótesis específica de que los animales sacrifican voluntariamente la sobrevivencia personal y la fertilidad en orden a apoyar el control del crecimiento de la población. También postuló que éste es un fenómeno muy extendido en todo tipo de animales. Además, no se paró en los grupos familiares como lo hizo Kalela, sino que sugirió que el mecanismo opera en poblaciones mendelianas de todos los tamaños, representando a todas las estructuras reproductivas. Las hipótesis alternativas que explican el fenómeno social, como la sincronización nupcial, la antidepredación y la eficacia alimentaria incrementada, fueron parcialmente menospreciadas o ignoradas en conjunto.

El libro de Wynne-Edwards tiene un valor considerable como incentivo para gran número de biólogos, incluso los teóricos, quienes en última instancia se remiten a las serias suposiciones acerca de la selección de grupo y a la evolución genética social. También hay que decir que en la larga serie de revisiones y estudios que siguieron, culminándose con la *Adaptation and Natural Selection* (1966) de G. C. Williams, todas las proposiciones de Wynne-Edwards sobre «convenciones» específicas y ostentaciones epideícticas fueron dejadas fuera de combate en temas evidentes o al menos fueron comparadas con hipótesis competidoras de la misma credibilidad obtenidas a partir de los modelos de selección individual. Pero durante mucho tiempo, ni los críticos ni los simpatizantes pudieron hallar respuesta a la principal cuestión teórica originada por esta controversia: ¿Cuáles son los tamaños démicos, las tasas de migración interdémica y las probabilidades démicas de sobrevivencia diferencial necesarias para evaluar los efectos de la selección individual? Sólo cuando la Genética de poblaciones progresó pudimos esperar efectuar un cálculo de la significación de las tasas de extinción y elegir una u otra de las diversas hipótesis en competencia en casos particulares. Aunque algunas de las bases conceptuales fueron independientemente formuladas por Eshel (1972), quien definió la importancia crucial de las tasas de migración en la evolución del altruismo, los primeros esfuerzos serios hacia la construcción de una teoría dinámica fueron realizados por Richard Levins, así como por Boorman y Levitt. Sus modelos son los descritos a continuación.

El modelo de Levins

Según hemos visto, Levins (1970) consideró que una metapoblación ocupa varias fracciones de un número fijo de lugares habituales. Cada población está sujeta a extinción, pero tiene la oportunidad de enviar N propágulos que colonicen lugares previamente vacíos. Supongamos ahora que existe un gen altruista con una frecuencia variable x en cada uno de los lugares ocupados. La proporción de poblaciones que contengan exactamente x genes altruistas en un tiempo t se designará por $F(x, t)$, la frecuencia génica para toda la metapoblación $\bar{x}$, la tasa de extinción de la población con x genes altruistas como $E(x)$, y la tasa media de extinción para todas las poblaciones como $\bar{E}$. Además, la frecuencia de genes altruistas en un grupo fundador de N individuos se nota por $N(x, \bar{x})$, y la tasa en que la selección individual reduce la frecuencia génica dentro de una población es $M(x)$. La tasa en que la proporción de poblaciones con x genes cambia a través del tiempo es

$$\frac{dF(x, t)}{dt} = -E(x)F(x, t) + \bar{E}N(x, \bar{x}) + \frac{d}{dx}[M(x)F(x, t)]$$

Esta ecuación significa que la proporción de poblaciones de la metapoblación que contienen x genes altruistas disminuye a causa de la extinción de las mismas según la proporción $-E(x)F(x, t)$, donde $E(x)$ será, generalmente, una función decreciente de x, o sea, los genes más altruistas presentarán una menor tasa de extinción. La ecuación establece también que $F(x, t)$ cambia simultáneamente a causa de los nuevos lugares que están siendo colonizados por grupos de propágulos con una frecuencia génica x. Cuando la proporción de lugares ocupados está en equilibrio, la proporción de lugares que están siendo nuevamente ocupados en cada instante es $\bar{E}$, la proporción que se extingue. Cada población se funda a partir de N individuos; la frecuencia de genes altruistas en estas poblaciones fundadoras, que designaremos por $N(x, \bar{x})$, varía al azar de acuerdo con la distribución binomial alrededor de la media de la metapoblación $\bar{x}$. En otras palabras, la metapoblación es la fuente de los N migrantes que fundan, cada uno, una colonia, y x es la frecuencia de genes altruistas entre estos fun-

dadores, que es una variable aleatoria dependiente de N y de $\bar{x}$. $N(x, \bar{x})$ es la distribución binomial (que puede ser aproximada a la normal) de las frecuencias génicas en todas las poblaciones fundadoras, mientras que la tasa con que cambian los genes altruistas a causa de la fundación de la colonia es $\bar{E}N(x, \bar{x})$. $F(x, t)$ también es decreciente debido a la selección individual. Por sí misma, cada población presenta una frecuencia génica reducida hacia cero por la selección individual. La probabilidad de que una población con una frecuencia génica x se transforme en una con una frecuencia de $x - dx$ en un incremento de tiempo dt es $dtM(x)$. Entonces, sólo por la selección individual

$$\frac{dF(x)}{dt} = -M(x)F(x) + M(x + dx)F(x + dx)$$

$$= \frac{d}{dx}[M(x)F(x,t)]$$

La tasa a que las poblaciones de la metapoblación se deslizan de x a $x - dx$, pues, depende de la diferencia entre la tasa a que cada una pasa de $x + dx$ a x y la tasa a que pasa de x a $x - dx$.

La tasa de cambio de frecuencia del gen altruista a lo largo de toda la población es la media de tasas de cambio en todas las poblaciones constituyentes:

$$\frac{d\bar{x}}{dt} = \int_0^1 x \frac{dF(x, t)}{dt} dx$$

La aproximación de Levin al problema fue la escritura de ecuaciones paralelas para la varianza y otros momentos centrales superiores de las poblaciones en referencia a la frecuencia génica. Entonces $E(x)$ fue desarrollada por series de Taylor hasta obtener $E(0)$, o sea, la tasa de extinción de poblaciones que no contienen altruistas, y $E'(0)$ o tasa según la que declina la tasa de extinción a medida que se van añadiendo los primeros genes altruistas. El procedimiento más fácil fue analizar el conjunto de ecuaciones simultáneas para la estabilidad, donde $x = 0$ y $E(x) = E(0)$. Si un conjunto de valores para la intensidad de la selección individual y otros parámetros proporciona inestabilidad en los análisis matriciales siguientes, la implicación es que x se apartará de cero. En otras palabras, el gen altruista aumentará de frecuencia.

Supongamos que la selección es aditiva y sigue la relación

$$M(x) = s(\bar{x})(1 - \bar{x}) + s(1 - 2\bar{x})(x - \bar{x}) - s(x - \bar{x})^2$$

donde s es el coeficiente de selección. El sistema es estable en las proximidades de $\bar{x} = 0$ si

$$-E'(0) < (N - 1)s + \frac{2Ns^2}{E(0)}$$

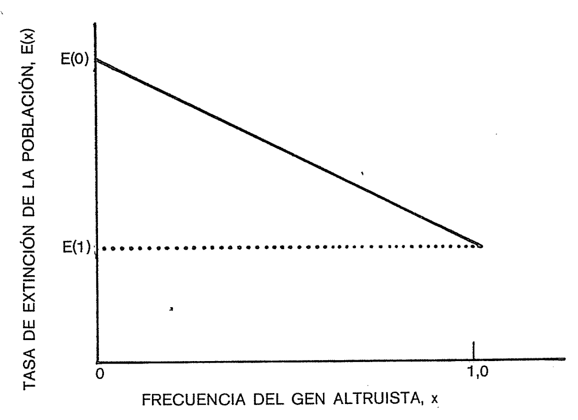


Figura 5-4
Selección de grupo que favorece a un gen altruista. En este modelo posible simple, la tasa de extinción de la población disminuye linealmente a medida que la frecuencia del gen altruista en cada población aumenta. La intensidad de la selección de grupo se mide de dos formas: primera, por las tasas de extinción a varios niveles de x, *por ejemplo* $E(x) = E(0)$, *o* $E(x) = E(x)$, *la tasa media de extinción para todos los valores de* x; *segunda, por la tasa en que un incremento de* x *reduce a* $E(x)$. *En el caso elemental expuesto aquí,* $E'(0) = E'(1)$. *(De Wilson, 1973.)*

El análisis de esta desigualdad muestra que incluso si la selección de grupo medida por $E'(0)$ es más fuerte que la selección individual, lo mejor que se puede hacer es establecer el gen altruista en un estado polimórfico dentro de la metapoblación. Las perspectivas son mejores si el gen altruista es dominante. En tal caso

$$M(x) = s\bar{x}(1 - \bar{x})^2 + s(1 - \bar{x})(1 - 3\bar{x})(x - \bar{x})4 - s(2 - 3\bar{x})(x - \bar{x})^2 + s(x - \bar{x})^2$$

Cuando un gen altruista se fija inicialmente siendo $x = 1$, se logra estabilidad, y el gen queda fijado siempre y cuando

$$-E'(1) > s$$

en otras palabras, la tasa en que el gen altruista mejora la sobrevivencia del grupo a medida que x se acerca a la fijación, es mayor que el coeficiente de selección (véase figura 5-4). Cuando $x = 0$, la estabilidad es abolida y el gen altruista comienza a aumentar su frecuencia, siempre y cuando se cumpla que:

$$E'(0) > (N - 2)s + \frac{2Ns^2}{E(\bar{x})}$$

En general, si $E' < s$ para algún valor inicial de x, prevalecerá la selección individual y el gen altruista se reducirá hacia cero, o al menos, hacia el equilibrio mutacional. También es necesario, tanto en los casos aditivos como en los dominantes, tener una suficientemente elevada tasa de extinción medida por $E(0)$ o $E(\bar{x})$, que compense la $2Ns^2$ de la derecha de la desigualdad.

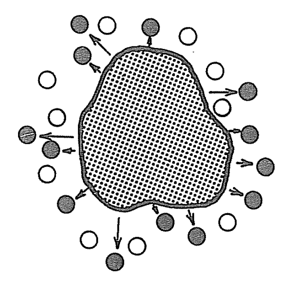
El modelo de Levins constituyó un avance para la teoría fundamentalmente identificando y formalizando los parámetros de extinción, relacionándolos con la selección individual y de migrantes e introduciendo la técnica del análisis de estabilidad para proporcionar resultados ampliamente cualitativos. Las deficiencias del modelo incluyen la incertidumbre de los análisis de estabilidad (véase Boorman y Levitt, 1973a), los fallos al considerar la variación de la estructura de la metapoblación y el fallo en el análisis de los efectos mejoradores de la selección familiar en los pequeños grupos fundadores postulados. Lo que es más importante es que los resultados consisten en su totalidad en desigualdades basadas en los análisis de estabilidad y de todas formas, no son muy heurísticas. No proporcionan una descripción para modelos fenomenológicos que puedan aplicarse a los actuales estudios de campo. Levins nos demostró que la evolución de rasgos altruistas por selección interpoblacional es realmente factible, y que las condiciones para que esto ocurra son rigurosas. Pero el modelo carece de una estructura suficiente como para generar medidas particulares y pruebas que puedan conducir a la determinación de los lugares y tiempos en que la selección individual pueda contrarrestarse por selección interdémica.

Recientemente, B. R. Levin y W. L. Kilmer (comunicación personal) han resuelto muchas de las dificultades técnicas del modelo de Richard Levins estudiando similares metapoblaciones del modelo insular mediante computadoras. Se dieron cuenta de que sólo especificando las distribuciones de frecuencias $F(x, t)$ a través del tiempo sería posible diseñar estudios sobre poblaciones reales. Sus pasos experimentales son procesos estocásticos en que se asignan valores fijos a los coeficientes de selección individual, tasas de extinción de las poblaciones y tasas a las que los individuos migran entre poblaciones. Las poblaciones fueron fijadas o se les permitió crecer. Los resultados hasta ahora son, al menos cualitativamente, consistentes con las desigualdades producidas en el modelo de Richard Levins. La ventaja de los simulacros técnicos es su potencial realismo, que puede modificarse fácilmente para acomodarse a las propiedades especiales halladas en las poblaciones actuales. La desventaja, como en la mayoría de procedimientos que se basan en simulacros, es la dificultad para definir las condiciones limitantes dentro de las que puede producirse el fenómeno interesante.

El modelo de Boorman-Levitt

S. A. Boorman y P. R. Levitt (1972, 1973a) realizaron un segundo estudio con el mismo acierto en la predicción de todo el proceso evolutivo por parte de la selección de grupo. En cuanto a la caracterización analítica de todo este proceso evolutivo, se enfrentaron con una peculiar estructura metapoblacional distinta de la de Levins y consistente en una población grande y resistente central y un conjunto de poblaciones marginales más susceptibles a la extinción (figura 5-5). Los genes altruistas presentes en las poblaciones marginales no afectan las tasas de extinción de la población hasta que las poblaciones han alcanzado un tamaño demográficamente estable y la selección individual no opera sobre las poblaciones marginales. Además, el sistema de Boorman-Levitt permite la

METAPOBLACIÓN DE BOORMAN-LEVITT



METAPOBLACIÓN DE LEVINS

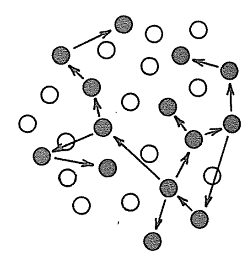


Figura 5-5

Las metapoblaciones concebidas en los modelos de Levins y de Boorman-Levitt. En el sistema de Levins, las poblaciones pequeñas fundan otras poblaciones pequeñas en los lugares habitables y los genes altruistas pueden disminuir sus probabilidades de extinción a partir del momento de la fundación (o sea, ayudan a impedir la extinción de r*). En el sistema de Boorman-Levitt, las poblaciones marginales han derivado de una población grande y estable, y los genes altruistas no influencian las tasas de extinción hasta que las poblaciones marginales han alcanzado una capacidad de transporte demográfica (o sea, ayudan a impedir la extinción de* K*). (De Wilson, 1973.)*

extinción de *K*, mientras que el de Levins se aproxima más a las condiciones que promueven la extinción de *r*. Aunque Boorman y Levitt escogieron esta estructura en parte por su tratabilidad analítica, también fue una elección afortunada desde un punto de vista biológico. Muchas metapoblaciones reales, de hecho, consisten en poblaciones grandes y estables que ocupan la porción ecológicamente favorable de la zona de distribución, conjuntamente con poblaciones menores y casi aisladas próximas a la periferia de esta zona. Las poblaciones periféricas son más susceptibles a la extinción no solamente a causa de su menor tamaño, sino también porque a menudo se encuentran en hábitats menos favorables.

Las poblaciones marginales presentan una distribución de frecuencias génicas que evoluciona a lo largo del tiempo según la siguiente ecuación:

$$\frac{\partial}{\partial t}\phi(x,t) = -E(x)\phi(x,t) + \left\{\frac{\partial^2}{\partial_{x^2}}[V_{\delta_x}\phi(x,t)] - \frac{\partial}{\partial x}[M_{\delta_x}\phi(x,t)]\right\}$$

donde $\phi(x, t)$ es la probabilidad conjunta de que una población exista y presente una frecuencia génica x en el instante t; $E(x)$ es la tasa de extinción como en la ecuación de Levins; M_{δ_x} es la cantidad media de cambio de frecuencia génica por generación, debido principalmente a la selección individual; V_{δ_x} es la varianza del cambio de frecuencia génica por generación. Después de escribir esta ecuación, Boorman y Levitt introdujeron un supuesto que simplificó el análisis en gran medida. Conjeturaron que, si la selección va a operar totalmente, requerirá unas tasas de extinción tan elevadas que la selección individual puede ser momentáneamente ignorada; así pues, la selección de grupo y la individual estarían «desacopladas». La selección individual tiene lugar en la población central. En conjunción con el lastre genético, determina la inicialmente baja frecuencia del gen altruista en la población fronteriza, que está fundada a nivel de capacidad de transporte. La extinción procede entonces en las poblaciones limítrofes a un ritmo lo bastante rápido como para evitar progresos significativos por parte de la selección individual dentro de ellas. Como corolario, las poblaciones no son reemplazadas después de su extinción. El proceso de reducción de su número prosigue hasta que sean eliminadas casi todas.

El modelo de Boorman-Levitt puede considerarse como un sistema de selección puramente interdémica por medio de la extinción de *K*, que es la que con mayor probabilidad contrarresta la selección individual. Su principal resultado es la demostración de que la extinción de una forma severa y peculiar hace falta para elevar las frecuencias de los genes altruistas de manera significante, o de cualquier tipo de genes favorecidos por la selección de grupo y opuestos por la selección individual. En particular, el operador de extinción $E(x)$ debe aproximarse a una función escalonada del tipo ilustrado en la figura 5-6. Cuando funciona, el final viene después de una disputada carrera entre el aumento de la frecuencia del gen altruista en la metapoblación y la extinción total de ésta. Para

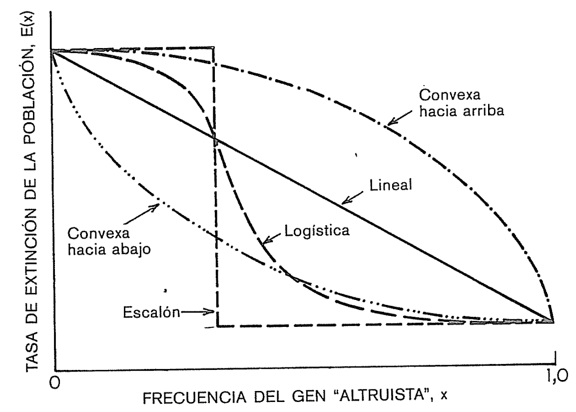


Figura 5-6
Varias funciones de tasas de extinción que fueron aplicadas en el modelo de Boorman-Levitt. Sólo una función logística escalonada o una función escalonada puede producir un aumento significativo en la frecuencia del gen altruista dentro de una metapoblación entera, como resultado de la selección interdémica pura.

que el gen altruista llegue a una frecuencia del 20 ó 30 %, la mayoría de poblaciones constituyentes deben extinguirse. También y según sugiere el modelo de Levins, lo mejor que puede esperar la metapoblación con frecuencias bajas iniciales es polimorfismo entre genes altruistas y no altruistas. En la figura 5-7 puede observarse un ejemplo del proceso.

En resumen, las deducciones procedentes de ambos modelos están de acuerdo en que la evolución de un gen altruista por medio de selección puramente interdémica, basada en la extinción diferencial de la población, es un suceso improbable. La metapoblación debe atravesar una «ventana» muy estrecha formada por estrictos valores de los parámetros: funciones de extinción escalonadamente descendientes, preferiblemente aproximándose a una función escalonada con un valor umbral de la frecuencia del gen altruista; elevadas tasas de extinción comparables en magnitud (en poblaciones por generación) a la selección individual opuesta (en individuos por población y por generación); y la existencia de metapoblaciones moderadamente grandes escindidas en muchas poblaciones semiaisladas. Incluso después de llegar a todas estas condiciones, la metapoblación no será probablemente más que polimórfica para el gen.

Lo que esto significa en la práctica es que la mayor parte de la amplia gama de «convenciones sociales» aventuradas por Wynne-Edwards y otros autores probablemente no sean ciertas. Además, las autorrestricciones en beneficio de toda la población

son *menos* probables en aquellas poblaciones más grandes y más estables, donde el comportamiento social está desarrollado al máximo. Los ejemplos incluyen las colonias reproductivas de aves marinas, los lugares comunales de descanso en los estorninos, leks de los lagópodos de Escocia, las conejeras y muchas de las otras formas de sociedades citadas por Wynne-Edwards como los mejores ejemplos de control altruista de la población. En estos casos debería favorecerse la hipótesis alternativa que implica tanto selección familiar como individual. Incluso entonces, un mecanismo de cooperación a todo lo largo de la población sería válido, y la hipótesis de las convenciones sociales debería mantenerse o excluirse para cada especie en particular. También debería tenerse en cuenta que población real es la unidad cuyos miembros se entrecruzan libremente. Tal unidad puede existir firmemente circunscrita en el centro de una gran población similar, que es realmente una metapoblación en el tiempo evolutivo. Consideremos una población de roedores en que decenas de miles de adultos sostienen pequeños territorios en un hábitat continuo de cientos de kilómetros cuadrados. La agregación parece vasta aún cuando cada pedazo de tierra, cada hilera de árboles y cada arroyuelo pueda cortar la migración lo suficiente como para delimitar a una auténtica población. El tamaño efectivo de la población pudiera ser de 10 ó 100, a pesar de que una observación de la misma a vista de pájaro pudiera mostrarla como continua. Ni siquiera se precisan pequeñas barreras en el hábitat. Si los roedores se trasladan muy poco o regresan a su lugar de nacimiento para reproducirse, la población vecina será pequeña y el tamaño efectivo bajo. La delimitación de tales poblaciones locales podría aguzarse mediante el desarrollo de idiosincrasias culturales como los dialectos aprendidos de los pájaros (Nottebohm, 1970) o los sistemas de madrigueras heredados en los roedores sociales. Con una delimitación creciente y una reducción del tamaño de la población, la selección implicada también se desliza hacia el extremo de selección familiar de la escala. Para evaluar definitivamente la intensidad potencial de la selección interdémica hace falta calcular el tamaño de las poblaciones vecinas, el tamaño efectivo de las poblaciones y la tasa en que las auténticas poblaciones se extinguen (véase figura 5-1).

El papel principal de la selección interdémica puede resultar que no resida en forzar la evolución de controles altruistas dependientes de la densidad sino en servir de trampolín desde el que se lancen otras formas de evolución altruista. Supongamos que los altruistas también presentan una tendencia a cooperar entre sí de forma que, en última instancia, beneficia a aquéllos a expensas de los no altruistas. Las pandillas y comunas pueden requerir sacrificio personal, pero si están ligadas por la posesión de un rasgo heredado, éste puede evolucionar como el triunfo del grupo por encima de otras unidades comparables de grupos no cooperativos. La ligazón ni siquiera requiere un sacrificio prolongado, sino el deshacerse del altruismo recíproco. La formación de estas redes requiere, o una frecuencia génica inicial prohibitivamente alta, o un gran número de contactos al azar con otros individuos en que exista la oportunidad de esta eliminación (Trivers, 1971). Estas frecuencias umbrales podrían alcanzarse por una selección interdémica que inicialmente favoreciera otros aspectos del comportamiento que no son altruistas.

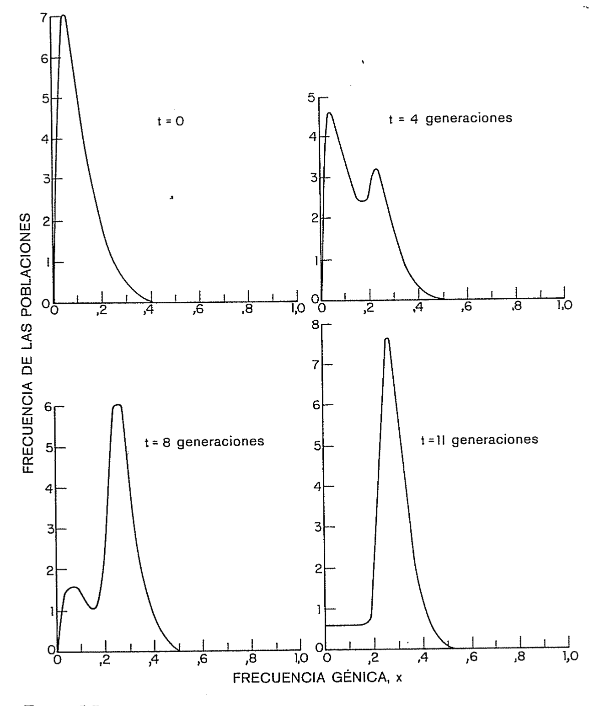


Figura 5-7

Aumento de un gen altruista en una metapoblación particular de Boorman-Levitt. Las poblaciones marginales tienen un tamaño efectivo de 200. Proceden de una gran fuente poblacional en que la frecuencia del gen altruista es 0,1, mantenida en equilibrio por una tasa de mutación de 10^{-4} por generación, lo que está en contraposición con una selección individual de una intensidad de 0,01 por generación. La extinción progresa a una tasa media de 0,1 poblaciones por generación ($\int_0^1 E(x)\,dx = 0,1$). La función de extinción es logísticamente acampanada, con los genes altruistas que confieren una pequeña ventaja o ninguna en absoluto a las poblaciones por debajo de x = 0,2 y la mayor o toda la ventaja para todos los valores superiores a x = 0,2. En el momento en que la curva de frecuencia de la población haya alcanzado la nueva modelidad (y las poblaciones sean polimórficas para el gen), se habrá extinguido la mayor parte de la metapoblación. (Modificación de Boorman y Levitt, 1973a.)

No existen condiciones especiales bajo las cuales pueda avanzar la selección interdémica sin una extinción diferencial démica y de manera que pudieran esparcirse los genes altruistas rápidamente en una población. Maynard Smith (1964) sugirió un modelo en que las poblaciones locales son segregadas y dejadas crecer o declinar por un tiempo de unas formas influenciadas por su composición genética. Entonces, los individuos de poblaciones distintas se mezclan y entrecruzan hasta cierto punto antes de seguir formando nuevas poblaciones. Supongamos que las poblaciones fueran ratones en montones de heno y que cada montón fuera colonizado por una sola hembra fertilizada. Si *a/a* son individuos altruistas y *A/A* y *A/a* individuos autosuficientes, el alelo *a* sería eliminado de todos los montones donde los individuos con *A* estuvieran presentes. Pero si las poblaciones *a/a* puras dieran más progenie en las fases de mezcla y colonización, y si también hubiera una considerable cantidad de endogamia (con lo que las poblaciones *a/a* puras serían más numerosas de lo esperado sólo por la casualidad), el gen altruista se extendería por todas las poblaciones. D. S. Wilson (manuscrito en preparación) arguye que muchas especies en la naturaleza atraviesan ciclos regulares de segregación y mezcla, y que los genes altruistas pueden esparcirse según una amplia gama de condiciones reales más allá de lo concebido por Maynard Smith. Todo lo que se necesita es que la tasa absoluta de incremento de los altruistas sea superior. No importa que sus tasas de incremento relativo a los no altruistas en la misma población sea (por definición) menor durante el período de aislamiento. Siempre que la tasa de incremento de una población, globalmente, sea aumentada lo bastante por la presencia de altruistas, aumentarán en frecuencia a lo largo de toda la metapoblación.

¿Qué rasgos específicos podría esperarse que produjera la selección interdémica? Bajo algunas circunstancias, el altruismo se opondría a la selección de *r*. Hay una tendencia fundamental de los genotipos con *r* superior a ganar en la selección individual, y su ventaja es mejorada en las especies oportunistas o que sufren fluctuaciones regulares en el tamaño de la población. Pero, a mayor fluctuación, mayor tasa de extinción. Así pues, la selección interdémica tendería a amortiguar los ciclos de población mediante una menor fertilidad y una sensibilidad más temprana y altruista a los controles dependientes de la densidad. También existe una tendencia fundamental de los genotipos que pueden mantener una densidad máxima a prevalecer (selección de *K*; véase el capítulo 4). Pero la densidad elevada contamina el ambiente, atrae depredadores y promueve la extensión de enfermedades, todo lo cual aumenta las tasas de extinción de poblaciones enteras. El altruismo promovido por estos efectos podría incluir una superior sensibilidad fisiológica al apiñamiento y una mayor tendencia a la dispersión, incluso al coste de una pérdida de vigor. Levins (1970) ha destacado que la mezcla de genotipos en las poblaciones de moscas de la fruta y plantas cultivadas, presentan a menudo una superior densidad de equilibrio que las líneas puras, pero bajo diversas condiciones una línea excluye a las otras competitivamente. Si las densidades superiores desembocan en la producción de más propágulos sin aumentar el riesgo de extinción para la población madre, habrá un antagonismo entre selección de grupo e individual. Además, la resistencia genética a la enfermedad o a la depredación origina a menudo una pérdida de aptitud en otras componentes, un ejemplo de lo cual es la anemia falciforme. En ausencia temporal de esta presión, la selección individual suaviza a la población globalmente, que será desfavorecida en la selección interdémica cuando vuelva a ejercerse la presión.

También es cierto, como Madhav Gadgil me ha hecho notar, que la selección interdémica pura, actuando aparte de la selección familiar, puede conducir excepcionalmente a una autosuficiencia e incluso a un comportamiento rencoroso. Supongamos, por ejemplo, que las particulares circunstancias de la selección interdémica dentro de una especie dada dictan una reducción en el crecimiento de la población. Entonces, el «altruista» que recorta su reproducción personal podría muy bien invertir su tiempo libre devorando a otros miembros de la población, también con beneficio démico global. Otro comportamiento rencoroso parecido que pudiera ser favorecido por la extinción de *K* es el mantenimiento de territorios excesivamente grandes.

La evidencia de la selección interdémica es fragmentaria y algo peculiar en la naturaleza. Como corolario de su biogeografía insular, MacArthur y Wilson (1967) demostraron que las tasas de colonización que van desde moderadas hasta altas en ambientes vacíos implican correspondientemente elevadas tasas de extinción de la población. En particular, si $\hat{S}$ es el número de equilibrio de una especie en una isla u otro hábitat aislado, $t_{0,9}$ es el tiempo requerido para ir de cero especies al 90 % del número de equilibrio de las especies durante el proceso de colonización, y X_S es la tasa de vuelco (o sea, extinción) en el equilibrio,

$$X_S = \frac{1,15\hat{S}}{t_{0,9}}$$

en el caso de que la tasa de extinción aumente y la de inmigración decline de forma lineal. Aplicado a los casos reales de colonización, donde $t_{0,9}$ y $\hat{S}$ pueden ser aproximados, este modelo predice sorprendentemente elevadas tasas de extinción de la población. Por ejemplo, las aves de la isla de Krakatoa, que fue devastada por una erupción volcánica en 1883, recuperaron el equilibrio faunístico esperado de 30 especies en aproximadamente 30 años, y esto condujo a la predicción de que las especies deberían extinguirse a un ritmo de aproximadamente una por año. Datos incompletos referentes a los censos de 1908, 1919-1921, y 1932-1934, indicaron que la auténtica tasa de extinción fue al menos de 0,2 especies por año, lo que sigue siendo sorprendente. Experimentos más recientes sobre colonización también han producido tasas de extinción muy elevadas dentro del orden de magnitud de las predichas por la ecuación de vuelco. Después de que pequeñas islas de mangles

en los Cayos de Florida fueron fumigadas para eliminar toda vida animal, los artrópodos recuperaron los equilibrios previos de la especie en menos de un año. Con números de especies en equilibrio entre 20 y 40, las especies de artrópodos fueron extinguiéndose (y siendo reemplazadas) a un ritmo de, aproximadamente, 0,003 especies por día o, considerando un mes por generación, 0,1 especies (Simberloff y Wilson, 1969; Wilson, 1969). Los protozoos bentónicos de agua dulce estudiados por Cairns y col. (1969) alcanzaron un equilibrio de 30-40 especies en superficies artificiales, siendo la tasa de extinción de una especie por día. Estas tasas se hallan fácilmente dentro de la gama requerida para potenciar la selección interdémica contrarrestante. MacArthur y Wilson demostraron la existencia de un umbral de equilibrio poblacional por debajo del cual puede esperarse que las poblaciones se extingan con rapidez y por encima del cual están relativamente a salvo (figura 5-8). Así pues, las metapoblaciones divididas en muy pequeñas vecindades genéticas puede esperarse que presenten elevadas tasas de extinción de la población. Este resultado ha sido extendido y refinado por Richter-Dyn y Goel (1972).

A pesar de las condiciones frecuentemente permisivas que existen en la naturaleza, los casos actuales de selección interdémica han sido sólo raramente reportados en la literatura. Una de las más prometedoras circunstancias para investigar el control de la población voluntario es la reducción evolutiva de la virulencia en parásitos. La virulencia, a menudo, pero no siempre, procede de la capacidad para multiplicarse con rapidez. Así pues, la condición es probablemente evolucionar por selección individual. Pero un nivel demasiado elevado de virulencia mata a los huéspedes, quizás antes de infectar a otros huéspedes, por lo que la virulencia será contraria a la selección interdémica. Podría parecer inverosímil pensar en una bacteria altruista o en un esquistosoma que se autosacrifique, pero en el sentido de que la capacidad de alimentarse o la reproducción sean recortadas a pesar de la competición de otros genotipos, un parásito puede ser altruista. Este es precisamente el curso seguido por el virus de la mixomatosis después de ser introducido en Australia en 1950 para controlar a los conejos. Las primeras líneas eran letales con excesiva rapidez para permitir la transmisión por mosquitos de un conejo a otro. En menos de diez años, la virulencia disminuyó, aumentando simultáneamente la resistencia de los conejos hacia todas las cepas (Fenner, 1965).

Las poblaciones salvajes de ratón doméstico en los Estados Unidos son polimórficas para alelos mutantes en el locus *T*. Los alelos *t*, que en determinadas combinaciones provocan la ausencia de cola, son letales o estériles en condición homozigótica. Al mismo tiempo, se ven intensamente favorecidos en la gametogénesis; el 95 % del esperma de los heterozigotos contiene el alelo *t*. Los modelos deterministas predicen que cuando alelos recesivos letales o estériles presentan una tasa de segregación tan elevada, sus heterozigotos deberían constituir del 60 al 95 % de la población. Pero en poblaciones reales de ratones la frecuencia de heterozigotos es muy inferior, oscilando entre 35 y 50 %. Estas frecuencias menores pueden atribuirse a que las poblaciones son lo bastante pequeñas, con tamaños efectivos del orden de diez, como para que se fijen los alelos *t* (o sea, que alcancen el 100 %) por deriva genética. Cuando esto sucede, la población se extingue. Como resultado de extinciones relativamente frecuentes y por tanto de la reducción de alelos *t* en la metapoblación, las frecuencias medias

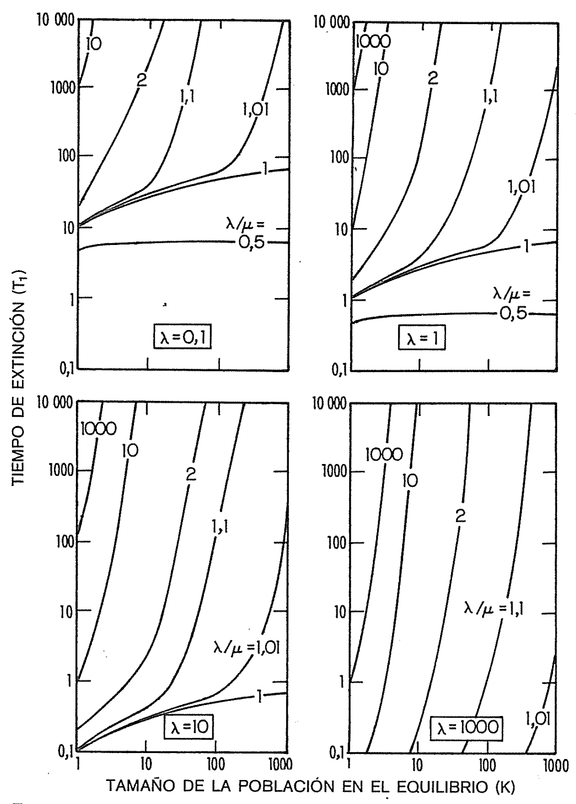


Figura 5-8

El efecto umbral en la tasa de extinción de las poblaciones. Para un tasa de natalidad individual dada (λ) y una tasa de mortalidad (μ), existe una estrecha banda de equilibrio del tamaño de la población por debajo de la cual la tasa de extinción es muy alta y por encima, muy baja. (De MacArthur y Wilson, 1967.)

deberían disminuir por debajo de las frecuencias de equilibrio predichas por el modelo determinista. Lewontin y Dunn (1960), simulando cambios estocásticos en poblaciones con tamaños efectivos de seis y ocho, demostraron que las frecuencias medias realmente pueden equilibrarse a los niveles más bajos observados en condiciones naturales. Más recientemente, sin embargo, B. R. Levin y col. (1969) hallaron que, al menos en algunos casos, las auténticas tasas de migración y el tamaño efectivo de las poblaciones de ratones son demasiado altas como para que la deriva genética sea efectiva. Han concebido tres hipótesis alternativas en que también intervienen bajas frecuencias de alelos *t*, incluyendo una menor distorsión en la segregación, selección contra los heterozigotos *t* y apareamiento ordenado sistemático. Las cuatro hipótesis no son mutuamente excluyentes y sólo estudios más exhaustivos pueden fijar sus importancias relativas.

Una evidencia circunstancial de la selección de grupo, que puede favorecer o no el comportamiento altruista, la proporciona el fenómeno del tamaño mínimo de la población en especies sociales. Cuando menos de 10 machos de los pájaros tejedores de los poblados africanos *(Ploceus cucullatus)* forman colonias de reproducción, atraen a una proporción mucho menor de hembras que los machos de las colonias mayores, de tamaño «normal» (Collias y Collias, 1969). Un grupo cautivo de la especie de loros *(Loriculus galgulus)* observado por Francine Buckley (1967) no empezó a emitir un repertorio completo de vocalizaciones o a funcionar como una bandada sincronizada, hasta que el número de individuos no aumentó de 3 a 12. Es fácil ver que, si la metapoblación se fragmenta por deterioro ambiental o dispersión dentro de un área nueva, cualquier población que intente permanecer por encima del tamaño umbral mantendrá una decisiva ventaja. Ya que la tendencia a la formación de grupos de tamaño variable es hereditaria, el tamaño medio de los grupos aumentará por evolución. Si es lo bastante fuerte, la selección de grupo puede anular la individual favoreciendo los rasgos más solitarios. Los tamaños umbrales de población por encima del nivel de pareja también han sido documentados en unos pocos mamíferos e insectos sociales. Debe añadirse, sin embargo, que incluso en tales especies coloniales no existe evidencia de que la selección interdémica prevalezca por encima de la familiar o que la contrarreste. Es también posible que los tamaños mínimos de población sean directamente decididos por alguna forma desconocida aún de selección individual.

SELECCIÓN FAMILIAR

Imaginemos un conjunto de individuos ligados por parentesco dentro de una población. Estos parientes cooperan o se confieren favores altruistas mutuos de forma que aumenta el vigor genético medio de los miembros como un todo, incluso cuando este comportamiento reduce las aptitudes individuales de algunos miembros. Los miembros pueden vivir juntos o esparcirse por la población. La condición esencial es que se comporten en conjunto de forma que beneficie al grupo como un todo, mientras mantienen un contacto relativamente estrecho con lo que resta de la población. Esta mejora en el bienestar del conjunto de familiares en medio de la población se denomina *selección familiar*.

La selección familiar puede fusionarse con la interdémica mediante la apropiada reorganización espacial. A medida que el conjunto de familiares se establece en un lugar y se hace más aislado físicamente con respecto al resto de la especie, se aproxima al status de una auténtica población. Una sociedad cerrada o tan próxima a ello que intercambie una pequeña fracción de sus miembros con otras sociedades en cada generación, es una población mendeliana. Si además los miembros se tratan entre sí sin referencia a la relación genética, selección familiar e interdémica constituyen el mismo proceso. Si la sociedad cerrada es pequeña, digamos de 10 individuos o menos, podemos analizar la selección de grupo mediante la teoría de la selección familiar. Si es grande, digamos que contiene un tamaño efectivo de reproducción de 100 o más, o si la selección progresa extinguiendo demes enteras de cualquier tamaño, la teoría de la selección interdémica es probablemente más apropiada.

Las acciones personales de un miembro hacia otro pueden ser convenientemente clasificadas en tres categorías de forma que se haga más factible el análisis de la selección familiar. Cuando una persona (o animal) incrementa la aptitud de otra a expensas de su propia aptitud, puede decirse de ella que ha realizado un acto de *altruismo*. El sacrificio propio en beneficio de la progenie es altruismo en sentido convencional, pero no en el estricto sentido genético, ya que la aptitud individual se mide a partir del número de descendientes vivos. Pero el sacrificio propio en favor de los primos segundos es auténtico altruismo a todos los niveles; y cuando se dirige hacia extraños totales, este comportamiento tan abnegado es sorprendente (o sea, «noble») y requiere algún tipo de explicación teórica. En contraste, una persona que aumenta su propia aptitud reduciendo el de otras es *egoísta*. Mientras que no podemos aprobar públicamente los actos egoístas, podemos entenderlos e incluso simpatizar con ellos. Finalmente, una persona que no gana nada o que incluso reduce su propia aptitud para disminuir el de otras, ha cometido un acto de rencor. La acción puede ser sana y el que la perpetra parece gratificado, pero nos es difícil imaginar su motivación racional. Nos referimos a un acto rencoroso como «demasiado humano» y luego nos preguntamos lo que significa.

El concepto de selección familiar para explicar semejante comportamiento lo originó Charles Darwin en *El origen de las especies*. Darwin halló en los insectos sociales «una dificultad en especial que primero me pareció insuperable y actualmente fatal para toda mi teoría». ¿Cómo —se preguntaba él— las castas de obreras en las sociedades de insectos han evolucionado si son estériles y no dejan descendencia? Esta paradoja demostrada realmente fatal para la teoría evolutiva de Lamarck

sobre la herencia de caracteres adquiridos, para Darwin significó apuntar rápidamente que la hipótesis lamarckiana requiere caracteres que se desarrollen por uso o desuso de los órganos de individuos y luego pasar directamente a la siguiente generación, lo que es imposible cuando los organismos son estériles. Para salvar su propia teoría, Darwin introdujo la idea de que la selección natural opera a nivel familiar antes que al de simple organismo. Retrospectivamente, su lógica parece impecable. Si algunos de los miembros de la familia son estériles y aún son importantes para el bienestar de los parientes fértiles, como en el caso de las colonias de insectos, la selección a nivel familiar es inevitable. Con toda la familia sirviendo como unidad de selección, es la capacidad de generar parientes estériles pero altruistas la que estará sujeta a evolución genética. Citando a Darwin, «Así pues, una verdura de buen sabor es cocinada y el individuo es destruido; pero el horticultor toma semillas de la misma procedencia y confiadamente espera obtener casi la misma variedad; los ganaderos desean que carne y grasa sean de buena calidad; el animal ha sido sacrificado pero el criador se dirige con confianza hacia la misma familia» *(El origen de las especies,* 1859: 237). Empleando su familiar estilo de argumentación, Darwin notó que los estados intermedios hallados en algunas especies vivas de insectos sociales conectan al menos alguna de las castas estériles extremas, haciendo posible el trazar la ruta por la que evolucionaron. Como él escribió, «Con estos hechos tras de mí, creo que la selección natural, actuando sobre padres fértiles, podría formar una especie que regularmente produzca individuos neutros, ya sean grandes o pequeños con una forma de mandíbula, o todos de pequeño tamaño con mandíbulas de estructura ampliamente distinta; o últimamente, y este es el clímax de nuestra dificultad, un conjunto de obreras de un tamaño y estructura y simultáneamente otro conjunto de estructura y tamaño distintos» (*El origen de las especies,* 1859: 24). Darwin hablaba aquí a propósito de los soldados y las obreras minor de las hormigas.

La selección a nivel familiar es de interés práctico para los criadores de plantas y animales y el tema de la selección familiar fue en un principio perseguido a partir de este limitado punto de vista. Una de las principales contribuciones a la teoría fue proporcionada por Jay L. Lush (1947), un genetista que deseaba delimitar una prescripción para la elección de verracos y lechones con fines de crianza. Fue necesario dar a cada cerdo «créditos de hermandad» determinados por los méritos medios de sus hermanos. Se desarrolló un notable conjunto de fórmulas que incorporaban tamaño de la familia y correlaciones fenotípicas entre y dentro de familias. Esta investigación proporcionó un sustrato útil pero no se dirigió directamente hacia la evolución del comportamiento social de la forma encarada por Darwin.

La moderna teoría genética del altruismo, egoísmo y rencor fue lanzada por William D. Hamilton en una serie de importantes artículos (1964, 1970, 1971a, b, 1972). El concepto central de Hamilton es la *aptitud inclusiva:* suma de la aptitud propia del individuo más la suma de todos los efectos que causa en las aptitudes de las partes relacionadas de todos sus parientes. Cuando un animal realiza un acto altruista hacia un hermano, por ejemplo, la aptitud inclusiva es la del animal (que ha disminuido a raíz del acto) más el aumento de aptitud disfrutado por aquella porción de la constitución hereditaria del hermano que es compartida con el animal altruista. La porción de herencia compartida es la fracción de genes mantenida por descendencia común por parte de dos animales y se mide con el coeficiente de parentesco r (véase capítulo 4). Así pues, en ausencia de endogamia, el animal y su hermano tienen $r = 1/2$ de sus genes idénticos por descendencia común. El resultado clave de Hamilton puede establecerse con simplicidad de la siguiente forma. Un acto de altruismo fundamentado genéticamente, de egoísmo o de rencor evolucionará si la aptitud inclusiva media de los individuos dentro de un programa de conjunto es superior a la aptitud inclusiva de los individuos en otro conjunto comparable que no lo desarrolle.

Consideremos, por ejemplo, un conjunto simplificado formado sólo por un individuo y su hermano (figura 5-9). Si el individuo es altruista realizará algún sacrificio a favor de su hermano. Puede facilitar alimento o refugio, o retrasar la elección de pareja, o interponerse entre un peligro y su hermano. El resultado importante, desde un punto de vista puramente evolutivo, es la pérdida de aptitud genética, una menor duración de la vida, o menor descendencia o ambas cosas, lo que le conducirá a una menor representación de los genes altruistas personales en la generación siguiente. Pero al menos la mitad de los genes del hermano son idénticos a los del altruista por descendencia común. Supongamos, en caso extremo, que el altruista no deja descendencia. Si sus genes actúan más del doble que los del hermano en la generación siguiente, aumentará *ipso facto* la mitad de genes idénticos a los del altruista y este último habrá ganado en representación la generación próxima. Muchos de los genes compartidos por estos hermanos serán los que enconen la tendencia hacia un comportamiento altruista. La aptitud inclusiva, en este caso determinada únicamente por la contribución del hermano, será lo bastante grande para expandir los genes altruistas por la población y por tanto, la evolución del comportamiento altruista.

El modelo puede ahora extenderse hasta incluir a todos los parientes afectados por el altruismo. Si sólo los primos primeros se beneficiaran ($r = 1/8$), el altruista que no deja descendencia debería multiplicar la aptitud de un primo por ocho; un tío ($r = 1/4$) debería hacerlo por cuatro, etc. Si las combinaciones de los parientes se benefician, el efecto genético del altruismo es simplemente calibrado por el número de parientes de cada clase que se ven afectados y sus coeficientes de parentesco. En general, k, la tasa de ganancia a pérdida de vigor, debe rebasar el recíproco del coeficiente medio de parentesco ($\bar{r}$) al conjunto de parientes:

$$k > \frac{1}{\bar{r}}$$

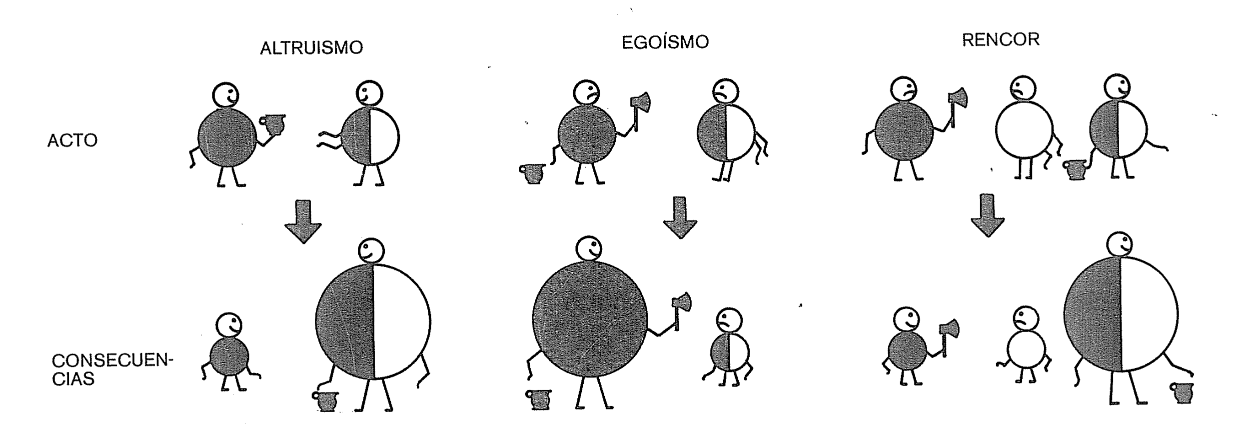


Figura 5-9
Condiciones básicas requeridas para la evolución del altruismo, egoísmo y rencor, por medio de la selección familiar. La familia ha sido reducida a un individuo y su hermano; la fracción de genes del hermano compartidos por descendencia común (r = ½) se indica en la mitad sombreada del cuerpo. Un requisito ambiental (alimento, refugio, acceso al apareamiento, etc.) se indica mediante la vasija, y el comportamiento pernicioso mediante un hacha. Altruismo: *el altruista disminuye su propia aptitud genética pero aumenta la de su hermano hasta el punto de que los genes compartidos se ven incrementados en la generación siguiente.* Egoísmo: *el egoísmo individual reduce la aptitud de un competidor no relacionado con él (figura sin sombrear) superior al de compensación.* Rencor: *el individuo rencoroso rebaja la aptitud de un competidor no relacionado con él (figura sin sombrear) mientras que reduce la suya propia o al menos no la mejora; sin embargo, el acto incrementa la aptitud del hermano hasta un punto superior al de compensación.*

Así pues, en el caso extremo hermano-hermano, $1/\bar{r} = 2$; y la pérdida de aptitud por parte del altruista que no deja descendencia es total (o sea = 1,0). Para que aumenten los genes altruistas compartidos, *k*, la tasa de ganancia a pérdida, debe ser superior a 2. En otras palabras, la aptitud del hermano debe exceder del doble.

La evolución del egoísmo puede tratarse según el mismo modelo. Intuitivamente podría parecer que el egoísmo en cualquier grado provoca un incremento de los genes personales en la generación siguiente. Pero no es éste el caso si los parientes son perjudicados hasta el punto de perder demasiados de los genes compartidos con el individuo egoísta por descendencia común. Una vez más, la aptitud inclusiva debe ser superior a 1, pero en esta ocasión el resultado de rebasar este umbral es la expansión de los genes egoístas.

Finalmente, la evolución del rencor es posible si también aumenta la aptitud inclusiva. El rencoroso debe ser capaz de discriminar parientes y extraños o parientes próximos de lejanos. Si el comportamiento rencoroso hace que prospere un pariente hasta un grado que compense, los genes favorecedores del rencor aumentarán a todo lo largo de la población. El auténtico rencor es común en las sociedades humanas, indudablemente porque los seres humanos son conscientes de sus propios linajes y tienen la inteligencia de urdir conspiraciones. Los seres humanos son los únicos en cuanto a grado de capacidad para mentir a otros miembros de su propia especie. Lo hacen típicamente de una forma que deliberadamente empequeñece a los extraños y promociona a los parientes, incluso arriesgando el bienestar personal propio (Wallace, 1973). Los ejemplos de rencor en animales pueden ser raros y difíciles de distinguir de los comportamientos puramente egoístas. Esto es particularmente cierto en el dominio de la falsa comunicación. Como Hamilton dijo: «A la vista de nuestros elevados modelos, los animales son pobres mentirosos». Chimpancés y gorilas, los más brillantes de los primates no humanos, a veces se mienten entre sí (y a los cuidadores del zoológico) para obtener comida o atraer compañía (Hediger, 1955: 150; van Lawick-Goodall, 1971). Hay capacidad mental para el rencor, pero si estos animales mienten por este motivo es algo que aún no se ha establecido. Incluso las más simples técnicas físicas de rencor son ambiguas en los animales. Los machos de tilonorrinco a veces destruyen las moradas de sus vecinos y actúan de un modo que a primera vista parece rencoroso (Marshall, 1954). Pero los tilonorrincos son poligínicos y hay probabilidades de que el ave destructora sea capaz de atraer más hembras a su propia morada. Hamilton (1970) ha hablado de canibalismo entre los gusanos de las mazorcas de maíz *(Heliothis zea)* como un posible ejemplo de rencor. La primera oruga

que penetra en la mazorca devora a todas sus rivales aunque haya suficiente alimento como para que dos o más de ellas alcancen la madurez. Incluso aquí, tal y como Hamilton concede, el rasgo pudiera haber evolucionado como puro egoísmo al tiempo que *Heliothis* se alimentaba de flores más pequeñas o panochas de tipo ancestral. Muchos otros ejemplos del asesinato de miembros de la misma especie han sido puestos de manifiesto en insectos, pero casi invariablemente en circunstancias donde el suministro de alimentos es limitado y la agresividad es claramente egoísta y no rencorosa (Wilson, 1971b).

Los modelos de Hamilton son seductores, en parte por su transparencia y valor heurístico. El coeficiente de parentesco, *r*, se traduce fácilmente como «sangre», y la mente humana, ya sofisticada en el cálculo intuitivo de los vínculos de sangre y altruismo proporcionado, compiten para aplicar el concepto de aptitud inclusiva a una revalorización de sus propios impulsos sociales. Pero el punto de vista de Hamilton tampoco está estructurado. Los parámetros convencionales de la Genética de poblaciones, frecuencias alélicas, tasas de mutación, epistasis, migración, tamaño del grupo, etc., son en su parte omitidas en las ecuaciones. Como resultado, el sistema de razonar de Hamilton sólo puede emparejarse con lo que resta de la teoría genética, y el número de predicciones que puede hacer no es necesariamente limitado.

ALTRUISMO RECÍPROCO

La teoría de la selección de grupo ha quitado buena parte de buenos deseos hacia el altruismo. Cuando este último se concibe como un mecanismo mediante el cual el DNA se multiplica por sí mismo a través de un conjunto de parientes, la espiritualidad se convierte en un mecanismo ordenador darwiniano más. La teoría de la selección natural puede extenderse aún más allá dentro del complejo conjunto de parentescos que Robert L. Trivers (1971) ha denominado *altruismo recíproco*. El paradigma ofrecido por este autor es el comportamiento del buen samaritano en los seres humanos. Un hombre se está ahogando y otro hombre se lanza al agua para salvarlo, aun cuando ambos no estén relacionados ni siquiera se hayan visto jamás antes. La reacción es típica de lo que los seres humanos consideran como altruismo «puro». Sin embargo, reflexionando un poco podemos ver que el buen samaritano tiene mucho que ganar con esta acción. Supongamos que el que se ahoga tiene la mitad de posibilidades de morir si no recibe ayuda, mientras que el que lo rescata tiene una posibilidad entre veinte de resultar muerto. Imaginemos además que cuando el salvador se ahoga, la víctima también lo hace, pero que cuando el primero vive, la segunda está a salvo. Si tal episodio fuera extremadamente raro, el cálculo darwinista predeciría una pequeña ganancia o ninguna en absoluto en cuanto a la aptitud del salvador por su intento. Pero si el hombre que se ahoga puede actuar recíprocamente en el futuro y el riesgo de muerte sigue siendo el mismo, ambos individuos resultarán beneficiados por haber desempeñado el papel de salvadores. Cada hombre habrá cambiado un medio de probabilidades de morir por un décimo. Una población entera que se involucre en una serie de tales obligaciones morales, o sea, en actos recíprocamente altruistas, será una población de individuos con una aptitud genética generalmente mejorada. El desentendimiento mejora la aptitud personal y es menos puramente altruista que los actos procedentes de las selecciones interdémica y familiar.

De esta forma elemental, el buen samaritano todavía presenta una inconsistencia. ¿Por qué tendría el individuo rescatado que obrar en correspondencia? ¿Por qué no defraudar? La respuesta es que en una sociedad personalizada y avanzada, donde los individuos están identificados y sus actos son calibrados por otros, no defraudaría ni siquiera en el sentido más puramente darwinista. La selección discriminará al individuo si la defraudación tiene efectos adversos posteriores sobre su vida y reproducción que contrarresten la momentánea ventaja adquirida. Yago estableció la esencia en *Othello:* «El buen nombre en el hombre y la mujer, mi querido señor, es la joya más próxima a sus almas».

Trivers ha relacionado diestramente su modelo genético con una amplia gama de los más sutiles comportamientos humanos. El comportamiento agresivamente moralista, por ejemplo, mantiene a raya a probables estafadores, no menos que los sermones exhortatorios a los creyentes. Honradez, gratitud y simpatía aumentan las probabilidades de recibir un acto altruista en virtud de una reciprocidad implícita. La importante cualidad de la sinceridad es una metacomunicación acerca del significado de estos mensajes. La emoción del culpable puede ser favorecida en la selección natural debido a que hace que el defraudador compense su fechoría y presente evidencias convincentes de que no se propone hacerlo otra vez. Tan fuerte es el impulso de comportarse con altruismo que las personas sometidas a tests psicológicos experimentales aprenderán una respuesta condicionada instrumental sin explicaciones previas y cuando la única recompensa sea ver a otra persona consolada de una aflicción (Weiss y col., 1971).

El comportamiento humano es abundante en altruismo recíproco que está de acuerdo con la teoría genética, pero el comportamiento animal parece estar casi exento de él. Quizás el motivo sea que las relaciones entre los animales no sean lo bastante resistentes o las memorias del comportamiento personal lo suficientemente dignas de confianza como para permitir los contratos altamente sociales asociados con las formas humanas de altruismo recíproco. Casi las únicas excepciones que conozco se dan justamente donde se esperaría hallarlas, como en los más inteligentes como macacos rhesus y babuinos, así como en simios antropoides. Se sabe que los miembros de las tropas forman coaliciones o pandillas y se ayudan recíprocamente unos a otros en las disputas con otros miembros de la tropa. Chimpancés, gibones, perros salvajes africanos y lobos también se ofrecen alimento de forma recíproca.

Otorgado un mecanismo para el mantenimiento del altruismo

recíproco, aún queda pendiente el problema teórico de cómo se inicia la evolución del comportamiento. Supongamos una población en que aparece un buen samaritano por primera vez como un mutante raro. El rescata pero a cambio no es rescatado por ninguno de los individuos no altruistas que lo rodean. Así pues, el genotipo tiene poco vigor y es mantenido a no más del equilibrio de mutación. Boorman y Levitt (1973b) han investigado formalmente las condiciones necesarias para la emergencia de un conjunto cooperativo genéticamente mediado. Hallaron que para cada tamaño de población, para cada componente de la aptitud añadida por los miembros de un conjunto en oposición la aptitud reducida de los cooperadores fuera del conjunto, y para cada número medio de individuos conectados del conjunto, existe una frecuencia crítica del gen altruista por encima de la cual el gen se extenderá explosivamente a través de la población y por debajo del cual, regresionará lentamente hacia el equilibrio mutacional (figura 5-10). La

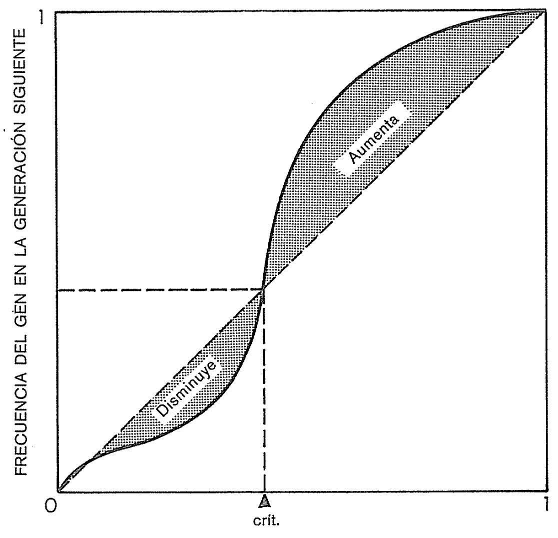


Figura 5-10

Condición para la fijación genética del altruismo recíproco en una población. Por encima de la frecuencia crítica definida por el tamaño de la población y el tamaño y la efectividad del conjunto cooperador, el gen altruista aumenta explosivamente hacia la fijación. Por debajo de la frecuencia crítica, el gen regresiona lentamente hacia un equilibrio mutacional. (Modificación de Boorman y Levitt, 1973b.)

forma en que las frecuencias críticas son obtenidas a partir del punto de salida permanece en el incógnito. Los individuos cooperativos deben representar una versión del Dilema de los prisioneros (Hamilton, 1971b; Trivers, 1971). Si intercambian cooperación con un no altruista, pierden cierta aptitud, mientras que el no altruista la gana. Si son afortunados y establecen contacto con un compañero cooperativo, ambos ganan. La frecuencia génica crítica es aquella en que jugar es bonificable, en virtud de una probabilidad lo bastante alta de contactar otro cooperador. La maquinaria para llevar la frecuencia génica hasta un valor crítico debe quedar al margen del juego en sí mismo. Pudiera tratarse de deriva genética en pequeñas poblaciones, lo que es enteramente factible en sociedades semicerradas (capítulo 4), o una concomitancia de selección interdémica o familiar favorecedora de otros aspectos del altruismo desarrollado por los genotipos cooperadores.

COMPORTAMIENTO ALTRUISTA

Armados con la teoría existente, vamos a reconsiderar los casos registrados de altruismo entre los animales. En la revisión de los siguientes tipos de comportamiento consideraremos, en la medida de lo posible y a la luz de dos o más hipótesis en competencia que contraponen altruismo y egoísmo.

Depredadores antagónicos

Los insectos sociales contienen muchos ejemplos espectaculares de comportamiento altruista evolucionado por selección a nivel familiar. Las respuestas altruistas están dirigidas no sólo a la descendencia y a los padres sino también a los hermanos e incluso a los sobrinos, sobrinas y primos (Wilson, 1971a). La casta de soldados de muchas especies de termes y hormigas está en su mayor parte limitada en función de la defensa de la colonia. Los soldados a menudo tardan en responder a los estímulos provenientes del resto de la colonia, pero cuando reaccionan normalmente se sitúan por si mismos en la posición de máximo peligro. Cuando las paredes del nido de termes superiores tales como *Nasutitermes*, son perforadas, por ejemplo, las blancas ninfas indefensas y las obreras se apelotonan hacia las profundidades de los nidos, mientras que los soldados presionan hacia el exterior y acordonan agresivamente las proximidades del nido. W. L. Nutting (comunicación personal) vio que los soldados de *Amitermes emersoni* en Arizona salen por delante de los vuelos nupciales, vagan por las vecindades del nido y se enzarzan en combate con todas las hormigas que puedan poner en peligro la emergencia de los reproductores alados. He observado que las obreras dañadas de la hormiga de fuego *Solenopsis invicta* dejan el nido con mayor rapidez y son más agresivas, por término medio, que sus hermanas no dañadas. Las obreras moribundas de la hormiga segadora *Pogonomyrmex badius* tienden a dejar el nido en grupo. Ambos efectos puede que no sean más que epifenómenos, pero

también es probable que las respuestas sean altruistas. Especificando, las obreras dañadas son inútiles para otras funciones que no sean las defensivas, mientras que las moribundas representan un problema sanitario. Las abejas obreras poseen aguijones barbados que tienden a permanecer en el cuerpo de sus víctimas cuando los insectos se retiran, provocandò la pérdida de parte de sus vísceras y que las abejas se vean fatalmente dañadas (Sakagami y Akahira, 1960). El suicidio parece ser un rasgo específicamente adaptado para repeler a los seres humanos y otros vertebrados, ya que las obreras pueden picar a las abejas de otras colmenas sin sufrir el efecto (Butler y Free, 1952). Una maniobra defensiva similar se produce en la hormiga *P. badius* y en muchas avispas incluyendo *Synoeca surinama* y al menos algunas especies de *Polybia* y *Stelopolybia* (Rau, 1933; W. D. Hamilton, comunicación personal). La reputación temible de abejas sociales y avispas se debe a su general presteza en dar sus vidas a la menor provocación.

Aunque los vertebrados no son casi suicidas al estilo de los insectos sociales, muchos toman por sí mismos el camino de las armas para defender a los parientes. Los machos dominantes de las tropas de babuinos chacma *(Papio ursinus)* se sitúan a sí mismos en lugares expuestos para escudriñar los alrededores mientras que los otros miembros de la tropa comen. Si se aproximan depredadores o tropas rivales, los machos dominantes avisan a los otros ladrando y pueden moverse hacia los intrusos de una forma amenazadora, acompañados quizás por otros machos. A medida que la tropa se retira, los machos dominantes cubren la retaguardia (Hall, 1960). Esencialmente el mismo comportamiento ha sido observado en babuinos *(P. cynocephalus)* por los Altmann (1970). Cuando las tropas de papiones hamadrías, macacos rhesus o cercopitecos verdes coinciden y pelean, los machos adultos dirigen el combate (Struhsaker, 1967a, b; Kummer, 1968). Los adultos de muchos ungulados que viven en grupos familiares, como carneros almizcleños, alces, cebras y cudús, se interponen entre los depredadores y los jóvenes. Cuando los machos están al cuidado de los harenes, normalmente asumen el papel; de lo contrario, las defensoras son las hembras. Este comportamiento puede explicarse fácilmente por selección familiar. Los machos dominantes es como si fueran los padres o al menos parientes próximos de los individuos más débiles a los que defienden. Hay algo de experimento de control en las grandes manadas migratorias de ungulados como gnús y las agrupaciones de solteros de los monos gelada. En estas sociedades sueltas los machos agredirán a sus rivales sexuales, pero no defenderán a otros miembros de su especie contra depredadores. Existen algunos casos, sin embargo, en que podrían darse otras explicaciones. Los miembros adultos de una jauría de perros salvajes africanos se observaron atacando a una onza y a una hiena, con considerable riesgo para sus propias vidas, para salvar a una cría que no podía tener un parentesco superior a primo o sobrino. Pingüinos aislados de Adelia ayudan a defender los nidos y los lugares de nacimiento de las crías pertenecientes a otros pingüinos de los ataques de los estercorarios. Las colonias reproductivas de los pingüinos son tan espectacularmente grandes y el comportamiento defensivo suficientemente diseminado como para hacer improbable que los defensores hagan discriminaciones en favor de los familiares. Sin embargo, la posibilidad no ha sido absolutamente descartada por mí.

El sacrificio parental frente a los depredadores alcanza su más clara expresión en las tácticas de distracción de las aves (Armstrong, 1947; R. G. Brown, 1962; Gramza, 1967). Una táctica de distracción es cualquier comportamiento distintivo utilizado para atraer la atención de un enemigo y apartarlo de un objeto que el animal está intentando proteger. La mayor parte de las veces la táctica está dirigida hacia un depredador para que se aleje de los huevos o los polluelos. Las especies de aves pertenecientes a diferentes familias han evolucionado conjuntos particulares de engaños. El más común es fingir estar herido, que varía de acuerdo con la especie desde simples interrupciones en los movimientos normales hasta una exacta imitación de enfermedad o de estar herido. El chotacabras americano *(Chordeiles minor)* deja su nido cuando advierte una aproximación, vuela conspicuamente a baja altura y finalmente se posa enfrente del intruso (y lejos del nido) con las alas caídas o extendidas (figura 5-11). Los patos de la especie *(Aix sponsa)* y los colimbos árticos *(Gavia arctica)* extienden un ala como si estuviera rota y describen círculos como si fueran cojos. El picaflores de la pradera *(Dendroica discolor)* desciende del nido al suelo y se arrastra frenéticamente delante del observador. Estas representaciones pueden ser muy efectivas. La cigüeñuelas de Nueva Zelanda *(Himantopus picatus)* se cuentan entre los grandes actores del mundo animal. Guthrie-Smith (1925) ha descrito su respuesta a la intrusión en las vecindades del nido del siguiente modo:

> Bailando, haciendo cabriolas y pavoneándose por el suelo, el pájaro herido parece sacudir simultáneamente patas y alas como los animales de juguete pueden ser movidos por cordeles elásticos, mientras que sus patas totalmente extendidas producen efectos extraordinarios. Gradualmente se hace menos y menos capaz de mantener una posición erguida. Sobrevienen la fatiga, el decaimiento, el desmayo y un lánguido y dulce porte señorial. El fin se aproxima lenta e inexorablemente, con una miserable conmoción y un escarbo, el ave moribunda, sin embargo, incluso *in articulo mortis,* evita guijarros inconvenientes y selecciona un punto arenoso y apacible donde expirar con decencia. Cuando en un solo terreno libre de huevos y nidos media docena de cigüeñüelas (pues siempre mueren en compañía) realizan su función, agonizando y languideciendo, la visión es verdaderamente atractiva.

Otros modelos de comportamiento aparte de la simulación de heridas son también utilizados como tácticas de distracción. Ostreros *(Haematopus ostralegus)* y correlimos comunes *(Calidris alpina)* efectúan vuelos del tipo reservado normalmente al cortejo. Muchas clases de aves costeras alternan los simulacros de heridas con posturas de puesta de huevos. Las lechuzas campestres *(Asio flammeus)* y los espléndidos chochines azules australianos *(Malurus splendens)* incluso intentan parecer polluelos, agitando sus alas como si pidieran ali-



Figura 5-11
Táctica de distracción en el chotacabras americano. Para alejar a los intrusos del nido, el pájaro a menudo deja caer sus alas (A) *o las mantiene desplegadas* (B). *(Dibujo de J. B. Clark; basado en Gramza, 1967.)*

mento. Las anécdotas literarias indican que los depredadores son realmente atraídos por las diversas formas de tácticas de distracción, pudiendo haber pocas dudas en el sentido de que los adultos involucrados en estas tácticas pongan en peligro sus propias vidas al tiempo que reducen el riesgo de sus crías.

Hay otras formas en que un defensor puede arriesgar su vida además de simplemente enfrentarse al enemigo. Si el defensor intenta alarmar a otros miembros de su especie, atrae la atención sobre sí mismo y corre un gran riesgo. Las comunicaciones de alarma en los insectos sociales, ya descritas en el capítulo 3, son altruistas de una forma muy directa. En la mayor parte de especies esto está estrechamente emparejado con un comportamiento de ataque suicida. Incluso cuando los insectos escapan al tiempo que liberan una feromona de alarma o chirrían, la señal sólo puede contribuir a atraer al intruso hacia ellos. La comunicación de la alarma en vertebrados es mucho más ambigua. Cuando los polluelos de muchas especies descubren a un halcón, búho u otro potencial enemigo en las proximidades de su territorio, lo asaltan mientras emiten sonidos característicos que atraen a otras aves. Este comportamiento es relativamente seguro, pues el depredador no se halla en posición de atacar. La agresión de los pájaros jóvenes frecuentemente alejan al depredador. Así pues, el hecho de incitar o unirse a un asalto pudiera parecer que aumenta la aptitud personal. Sin embargo, las llamadas de advertencia de estas jóvenes aves son muy distintas en contenido y significado a las de asalto. Son reconocidas por distintas especies como mirlos, petirrojos, chirlomirlos, escribanos palustres y paros. Cuando ven a un halcón volando sobre sus cabezas, las aves se agachan y emiten un silbido débil y agudo. En contraste con la llamada de asalto, la de advertencia está acústicamente diseñada para ser difícil de localizar en el espacio. La continuidad del sonido, de medio segundo o más, elimina las señales de tiempo que revelan la dirección. Se usa un tono puro de aproximadamente 7 kilohercios, justamente por encima de la frecuencia requerida para poner en fase distintas localizaciones, pero por debajo del óptimo para generar diferencias biaurales de intensidad (Marler, 1957; Marler y Hamilton, 1966). El ave intenta evidentemente evitar el gran peligro que representa el halcón. Entonces ¿por qué se preocupa? ¿Por qué alerta a los demás si ya ha percibido el peligro? Las llamadas de advertencia parecen ser altruistas. Maynard Smith (1965) lanzó la hipótesis de que estaban originadas por selección familiar; no sólo la pareja y la descendencia se benefician, sino también los familiares más distantes. Desarrolló un modelo que demuestra que los genes para semejante rasgo altruista pueden mantenerse en un estado polimórfico balanceado. A continuación, G. C. Williams (1966a) y Trivers (1971) desarrollaron el siguiente conjunto de hipótesis que cubren no sólo la selección individual, sino también la selección a nivel individual y de población.

Hipótesis 1.ª Las llamadas de advertencia se dan en la época de reproducción para proteger a la pareja y a las crías, y se extienden simplemente fuera de la estación porque lastran al DNA para que codifique un ajuste estacional (Williams, 1966a). Trivers ha manifestado que esta es una explicación de último recurso. La hipótesis resulta incluso menos atractiva por el hecho de que las mismas aves realizan intrincados ajustes

estacionales en casi todos los otros aspectos de su biología.

Hipótesis 2.ª Las llamadas de advertencia se fijan por selección interdémica (Wynne-Edwards, 1962). Las considerables dificultades teóricas de tal evolución ya han sido discutidas en este mismo capítulo.

Hipótesis 3.ª Las llamadas de advertencia se fijan por selección familiar y se mantienen fuera de la estación reproductiva en el tiempo evolutivo dentro de la probabilidad de que el próximo parentesco sea suficiente como para ser apoyadas (Maynard Smith, 1965).

Hipótesis 4.ª Las llamadas de advertencia evolucionan por selección individual pues, a pesar de las apariencias, ayudan al ave a dar la llamada. Este sería el caso si los depredadores tuvieran más probabilidades de devorar al que realiza la llamada cuando tienen éxito en la caza del vecino en primer término (Trivers, 1971). Cebarse en un vecino puede mantener al depredador lo bastante como para continuar cazando, envalentonándolo para permanecer en las proximidades. Esto puede enseñarle a atrapar a miembros de la especie e inclinar sus preferencias hacia esta especie. Así pues, las llamadas de advertencia pueden funcionar como llamadas de asalto en el sentido de desanimar a los depredadores en cuanto a continuar en las proximidades.

Hasta el momento no se ha realizado ningún experimento que permita decantarse por alguna de estas hipótesis. En base únicamente a la plausibilidad, las hipótesis 3 y 4 parecen temporalmente favorecidas.

Un conjunto paralelo de hipótesis competitivas debe desarrollarse en el comportamiento de advertencia de los mamíferos. Colonias de perros de la pradera de cola negra y ardillas terrestres árticas establecen ondas de llamadas de alarma al ver un depredador (King, 1955; Carl, 1971). Desde el preciso momento en que los animales ejecutores de las llamadas permanecen en o por encima de la entrada del refugio cuando podrían ponerse a salvo, la acción puede ser altruista. Sin embargo, una colonia completamente alertada no puede ser fácilmente explotada por un depredador, el cual se ve obligado a posponer sus intentos o a retirarse de las proximidades. El ciervo común y el axis braman cuando se aproxima un intruso y toda la manada escapa. La advertencia podría ser altruista pero, tal y como ha sugerido Fraser Darling (1937), la acción podría igualmente ser egoísta, ya que con toda la manada alerta y moviéndose como una unidad los individuos tienen más oportunidades. Cuando las jaurías de perros salvajes son descubiertas por las gacelas de Thomson o Grant, estos pequeños antílopes escapan a una marcha patitiesa y saltarina, con las colas enhiestas y las blancas nalgas relampagueantes, lo que se denomina «brinco». Las siguientes observaciones fueron realizadas por Estes y Goddard (1967) en el cráter del Ngorongoro (véase también la figura 5-12):

Indudablemente una señal de advertencia se esparció como una onda por delante de la jauría. Aparentemente en respuesta al brinco, todas las gacelas a la vista abandonaron de inmediato las proximidades. Con todo lo adaptativa que puede parecer la manifestación de la advertencia, también tiene sus inconvenientes; incluso después de haber sido separadas por la jauría, cada gacela empieza a correr para salvar su vida brincando y parece que pierde un terreno precioso en el proceso. Muchos han argüido que el brinco es casi o tan rápido como el galope a cualquier ritmo engañosamente lento. Pero una y otra vez hemos visto al primer perro acortar distancias hasta que la perseguida volvió a recobrar el ritmo más rápido de su carrera cuando fue capaz de correr con algo más de rapidez que su perseguidor durante el primer kilómetro. De todas formas es difícil ver alguna ventaja en el brinco individual durante la caza, ya que los animales que no realizan ninguna ostentación podrían tener mayores posibilidades de sobrevivir y reproducirse.

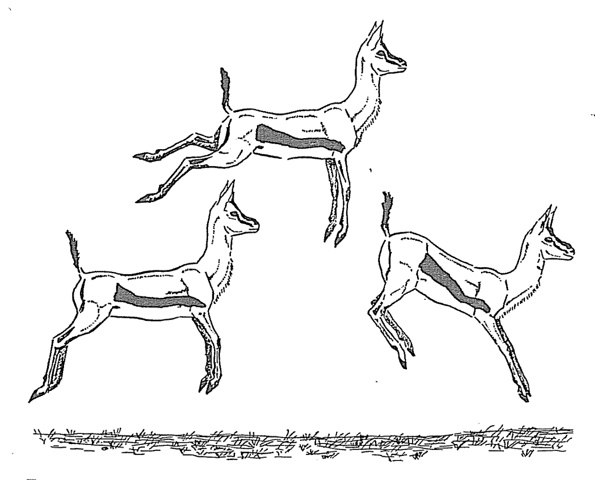


Figura 5-12

Brinco en una hembra de gacela de Thomson: a la izquierda, brinco ordinario; en el centro, impulsándose con sus cuartos traseros durante un brinco extremadamente alto; a la derecha, tomando tierra después de un brinco elevado. (Modificación de Walther, 1969.)

Otros mamíferos corredores, incluyendo a otros antílopes africanos, el antílope berrendo de América del Norte, algunas especies de ciervos y el roedor parecido a los antílopes y de la familia de los cávidos *Dolichotis patagonum,* también brincan o al menos ejecutan espectaculares saltos frente a los depredadores. En muchos casos, el centelleo de las nalgas parece utilizarse como una señal de respeto dirigida a otros miembros de la misma especie (Guthrie, 1971). Este comportamiento, así como el brinco, podría servir como un sistema de alarma altruista según implican las observaciones de Estes y Goddard. La extensión podría darse por selección familiar. Sin embargo, los depredadores menos implacables que el perro salvaje proba-

blemente resultarán confundidos y frustrados por los movimientos de toda una manada, y en este caso la ventaja será para cualquier individuo que alarme a la manada. Una tercera hipótesis sugerida por Smythe (1970b) es que el centelleo de las nalgas y el brinco funcionan como «invitaciones a la persecución». Cuando un animal advierte un depredador a cierta distancia, se inicia un peligroso episodio que puede durar mucho tiempo. A no ser que el depredador lo persiga de inmediato, el animal debe invertir un tiempo siguiendo los movimientos del enemigo o arriesgarse a ser sorprendido a corta distancia. Sin embargo, si el animal puede provocar la persecución cuando tiene ventaja en cuanto a iniciativa y distancia, tiene muchas probabilidades de descorazonar al depredador y evita así que éste se dedique a la caza de una presa distraída. Como en el caso de las llamadas de alarma en los pájaros, no se ha desarrollado ningún método para eliminar de forma decisiva alguna de las diversas explicaciones posibles.

Una fuerte pero no concluyente evidencia circunstancial de la selección familiar la proporciona la evolución del mal sabor en los Lepidoptera. Supongamos que mutantes aparecidos en polillas o mariposas hacen al individuo repelente para los depredadores. Cada depredador aprende a evitarlos con sólo devorar uno. El problema es: cómo pueden los genes aumentar su frecuencia de niveles mutacionales bajos si sólo unos pocos depredadores en las proximidades pueden aprender en cada generación, y si el precio del aprendizaje de incluso esta pequeña fracción es una mayor reducción de la frecuencia de mutantes. Existen tres procesos reforzantes por los que puede aumentarse la frecuencia. Si los mutantes parecen, suenan o huelen de forma distinta a los no mutantes, o sea, si también son aposemáticos, el depredador puede eludirlos diferencialmente y la «lección» será aprendida por la población de depredadores con mucha más facilidad. Si los ataques sobre los insectos ocasionan a veces heridas y no la muerte, el mutante aposemático puede vivir para disfrutar los frutos de su experiencia en términos de aptitud individual aumentada. Finalmente, si el insecto está rodeado por sus parientes, incluso su muerte puede ocasionar un aumento de la aptitud inclusiva, ya que el mal sabor causado por genes mantenidos a través de un descendiente común se extenderán. Cuando la selección familiar es efectiva deberíamos esperar que las especies de insectos de mal sabor fueran aquellas en que los parientes están más estrechamente asociados en poblaciones. Este parece ser el caso. Entre las especies de mariposas heliconiinas, el mal sabor de los adultos está asociado con una tendencia a formar agregaciones de descanso en puntos específicos a los que los insectos vuelven repetidamente. Esto también está asociado con una superior subespeciación geográfica, generalmente signo de una inferior corriente génica dentro de poblaciones (Benson, 1971). Entre las mariposas nocturnas satúrnidas, las especies aposemáticas también son las de vida adulta postreproductiva más larga (Blest, 1963). La implicación parece ser la de que permanecen el mayor tiempo posible después de que se ha terminado la reproducción para enseñar a los depredadores a no devorar la propia descendencia. En contraste, los satúrnidos crípticos presentan una corta vida postreproductiva: no necesitan enseñar a los depredadores que sus propios parientes no son buenos para comer. La evolución del mal sabor por selección familiar no crea altruismo en el sentido convencional. Las mariposas heliconiinas que reducen sus tasas de dispersión no se autosacrifican necesariamente. Sin embargo, el proceso es fundamentalmente el mismo, en el sentido de que los genes de un individuo compartidos con parientes por descendencia común están promovidos por la muerte de los individuos.

Reproducción cooperativa

La reducción de la reproducción personal para favorecer la reproducción de los otros está ampliamente extendida entre los organismos y ofrece algunas de las más fuertes evidencias de la selección familiar. Los insectos sociales, como de costumbre, son claros en este aspecto. La definición principal de sociabilidad superior («eusociabilidad») en los termes, hormigas, abejas y avispas, vincula la existencia de castas estériles cuyas funciones básicas son incrementar la puesta de huevos de la reina, ordinariamente su madre, y criar su descendencia, o sea, sus sobrinos y sobrinas. El caso de los «auxiliares» entre las aves también es muy sugestivo (Skutch, 1961; Lack, 1968; Woolfenden, 1974). De entre los diversos casos de auxiliares que asisten a otras aves a criar a su polluelos, incluyendo a pollas de agua, chochines azules australianos, y otros, la ayuda procede típicamente de adultos jóvenes hacia sus padres. En consecuencia, como en los insectos sociales, los cooperadores están criando a sus propios sobrinos y sobrinas (véase capítulo 22).

En ciertos aspectos los comportamientos de «tío» y «tía» en monos y simios superficialmente se parecen al cuidado cooperativo de la descendencia en insectos y aves sociales. Los adultos sin descendencia sacan a pasear a las crías de otros durante cortos períodos en que los transportan, cuidan de y juegan con ellos. El trato con las crías pudiera parecer altruista, pero existen otras explicaciones. Los machos adultos de macacos de Berbería utilizan a las crías en las presentaciones rituales para reconciliarse con otros machos. Las «tías» de los macacos rhesus y japoneses también usan a los jóvenes para formar alianzas con las madres de rango superior. Además, no puede excluirse la posibilidad de que el comportamiento de las tías proporcione un entrenamiento en la manipulación de las crías que mejore las funciones de las hembras jóvenes en el cuidado de su primera cría (véase el capítulo 16).

La sincera adopción de crías y jóvenes también ha sido registrada en unas pocas especies de mamíferos. Jane van Lawick-Goodall (1971) registró tres casos de chimpancés adultos que adoptaban a jóvenes hermanos huérfanos en la Gombe Stream Reserve. Como ella dio a entender, es extraño (pero significativo para la teoría de la selección familiar) que las crías fueran adoptadas por hermanos y no por hembras experimentadas con un hijo propio, que podrían proveer al huérfano de leche así como de una más adecuada protección

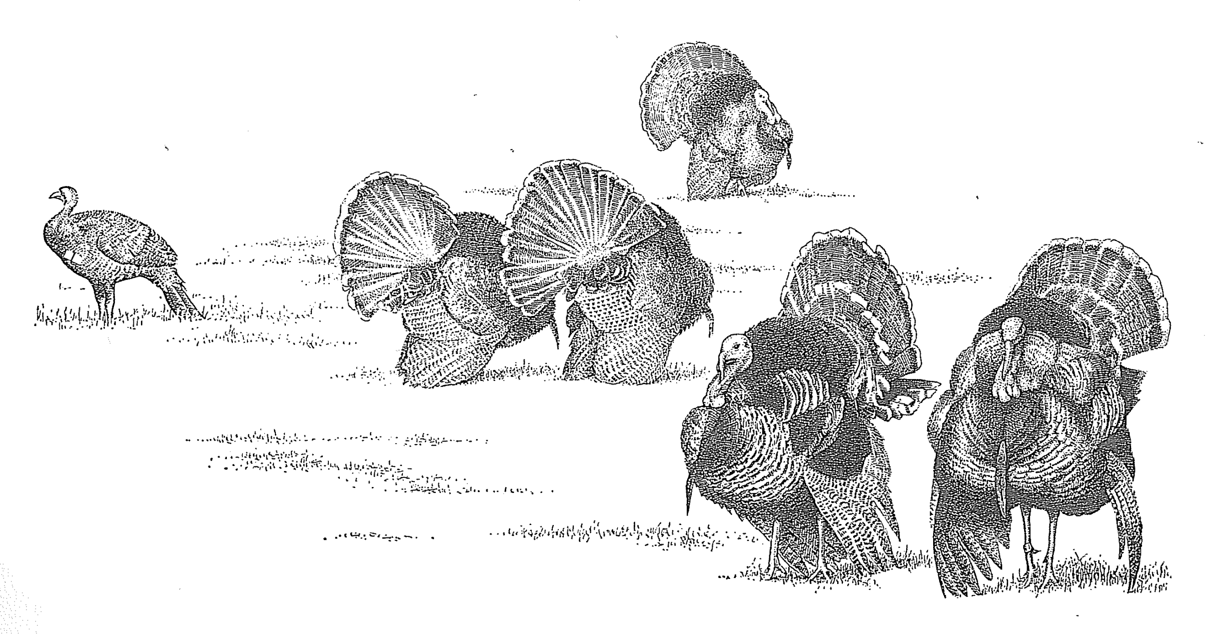


Figura 5-13

Selección familiar entre machos de pavo salvaje. En los terrenos de exhibición los hermanos, representados aquí por dos pares de los mismos y un macho solitario, se muestran a las hembras con un estereotipado contoneo de sus colas desplegadas y sus alas caídas. Los hermanos de cada conjunto se despliegan sincronizadamente. En el apareamiento subsecuente, los hermanos subordinados son distintos a los machos dominantes y las hermandades subordinadas lo son de la hermandad dominante, normalmente el grupo mayor. (De «The Social Order of Turkeys», por C. R. Watts y A. W. Stokes, 1971. © por Scientific American, Inc. Reservados todos los derechos.)

social. Durante estudios sobre perros salvajes africanos en el cráter del Ngorongoro realizados por Estes y Goddard (1967), una madre falleció dejando a nueve crías de sólo cinco semanas. Los machos adultos de la jauría siguieron cuidándolos volviendo a la guarida cada día con alimento hasta que las crías fueron capaces de unirse a la jauría durante las expediciones de caza. El pequeño tamaño de las jaurías de perros salvajes hace probable que los machos sean padres, tíos; primos u otros parientes similares. Los machos de los papiones hamadrías normalmente adoptan a las jóvenes hembras (Kummer, 1968). Esta extraña adaptación es claramente egoísta en la naturaleza, ya que entre los hamadrías la adopción sirve para la acumulación de un harén.

La asistencia en el esfuerzo reproductivo de los otros puede adoptar formas incluso más extrañas. En la población sudoccidental de Texas de pavos salvajes *(Meleagris gallopavo)*, los hermanos se ayudan entre sí en las fieras luchas para la adopción de pareja (Watts y Stokes, 1971). La unión de los hermanos se efectúa cuando éstos tienen seis o siete meses. A esta edad los jóvenes machos huyen de sus bandadas en conjunto. Mantienen sus lazos como grupo de hermanos durante el resto de sus vidas, por lo que incluso cuando todos sus hermanos mueren, un macho no intenta unirse a otro grupo de hermanos. Durante el invierno, la hermandad se reúne con bandadas de otras aves jóvenes. En este momento, su status es determinado por una serie de combates en que los machos jóvenes se enzarzan en peleas al estilo de las de gallos durante dos horas más o menos, picoteándose en la cabeza y cuello extendiendo las alas. El vencedor se convierte en el dominante de la pareja de por vida. Semejantes disputas se desarrollan a tres niveles. En el primero, los hermanos pelean entre sí hasta que surge uno que es invencible. En el próximo, la hermandad entra en lucha hasta que un grupo, normalmente el más grande, logra una ascendencia sobre los otros en la bandada invernal. Finalmente, las distintas bandadas disputan entre sí cuando se encuentran estableciendo dominancias a nivel de grupo. El resultado final es que un macho llega a ostentar una posición dominante en toda la población local de pavos. Cuando machos

y hembras se encuentran en las zonas de apareamiento en febrero, cada hermandad entra en disputa con las otras (figura 5-13). Los hermanos ostentan sincrónicamente entre sí en la dirección de las hembras observadas. Cuando una hembra está preparada para el apareamiento, los hermanos subordinados se rinden ante los dominantes y las hermandades subordinadas ante las dominantes. En consecuencia, sólo una pequeña fracción de machos maduros insemina a las hembras. De 170 machos pertenecientes a cuatro grupos observados por Watts y Stokes, no más de 6 intervinieron en todos los apareamientos.

La gallina de Tasmania *Tribonyx mortierii*, un ave zancuda endémica incapaz de volar, provee el mismo caso de selección familiar entre hermanos (Maynard Smith y Ridpath, 1972). Hay un exceso de machos entre los jóvenes, y los machos compiten por las hembras en los territorios perennes. Los territorios están ocupados tanto por parejas como por tríos. Notablemente, la mayor parte de tríos están formados por una hembra y dos hermanos. La cooperación entre hermanos contribuye a la aptitud inclusiva: los tríos producen polluelos mayores y crían con éxito un mayor porcentaje de ellos de lo que lo hacen las parejas. Semejantes arreglos pueden estar más ampliamente distribuidos en el reino animal de lo que se sospechaba con anterioridad. Coe (1967) informó de un caso en la rana africana *Chiromantis rufescens* en que tres machos cooperaban con una hembra en la construcción de un refugio para los huevos. El nido fue construido a partir de un fluido segregado por la hembra que las cuatro ranas convirtieron en una espuma blanca con movimientos natatorios de sus patas traseras (figura 5-14). Aun cuando un solo macho estuviera en la postura adecuada, no se determinó que fuera él el único fertilizador de los huevos. Tampoco pudo determinarse el parentesco de los machos, en caso de existir.

Los mohos celulares del limo proporcionan una evidencia de lo que parece ser cooperación altruista a nivel unicelular. Su ciclo vital, ejemplificado por *Dictyostelium discoideum*, se inicia con la aparición de amebas procedentes de esporas esparcidas (Bonner, 1967). Al principio, las amebas viven independientemente entre sí, moviéndose a través del medio acuoso de sus hábitats terrestres, alimentándose de bacterias y multiplicándose por división. Cuando el alimento escasea y la población aumenta, las amebas se agregan en organismos mayores llamados seudoplasmodios. Después de migrar durante un tiempo, cada seudoplasmodio se remoldea según una estructura productora de esporas consistente en una masa esférica mantenida por un delgado pedúnculo. Las amebas que constituyen la esfera generan las esporas que inician un ciclo vital nuevo. Las que constituyen el pedúnculo no se reproducen. Virtualmente no se sabe nada acerca del parentesco de las amebas cooperadoras en condiciones naturales. Es probable que las células del pedúnculo y la esfera estén estrechamente relacionadas y que incluso sean genéticamente idénticas, pero no es probable que esto sea siempre cierto. El caso de las amebas altruistas presenta un problema teórico no menos importante que el de los vertebrados e insectos altruistas.

Participación en el alimento

Además del suicidio, ningún comportamiento es más limpiamente altruista que la cesión del alimento. Los insectos sociales acarrean alimento para compartir con gran arte. En las hormigas superiores, el «estómago común» o cosecha distensible, conjuntamente con un especialmente modificado buche, forma un complejo sistema de almacenamiento y bombeo que funciona en el intercambio de alimento líquido entre los miembros de la misma colonia (Eisner, 1957). Tanto en hormigas como en abejas, las obreras recién alimentadas regurgitan a menudo alimento para sus hermanas de nido sin que lo hayan solicitado y pueden ir tan lejos como a invertir todas sus reservas hasta un nivel inferior al promedio de la colonia (Gösswald y Kloft, 1960; Lindauer, 1961; Wallis, 1961; Lange, 1967). La regurgitación tiene al menos dos consecuencias importantes para la organización social que van más allá de la mera alimentación de los hambrientos. En primer lugar, ya que las obreras tienden a mantener alimento en cantidad y calidad constante en sus buches en cualquier momento dado, cada individuo está continuamente informado de la condición de la colonia como un todo. Su hambre y sed personales son, aproximadamente, las de toda la colonia, y en sentido literal, lo que es bueno para una obrera lo es también para toda la colonia. En segundo lugar, el alimento regurgitado contiene feromonas, así como nutrientes especiales fabricados por las glándulas exocrinas y otras sustancias de importancia social. Además de contribuir a la organización de la colonia, la alimentación mutua puede ser genuinamente autosacrificante. Cuando las abejas son exclusivamente alimentadas con agua azucarada, todavía pueden criar larvas, pero sólo metabolizando y haciendo donación de las proteínas de sus propios tejidos (Haydak, 1935). Que esta donación a sus hermanas puede acortar la vida viene sugerido indirectamente por el hallazgo de Groot (1953) en el sentido de que la longevidad de las obreras está en función de la dosis proteica.

El reparto altruista de alimentos entre adultos es también conocido en los perros salvajes africanos, lo que permite a algunos individuos permanecer en las guaridas con las crías mientras los otros cazan (Kühme, 1965; H. y Jane van Lawick-Goodall, 1971). Los donadores transportan carne fresca hasta los receptores o la regurgitan delante de ellos. Ocasionalmente, una madre puede permitir a otros adultos mamar de ella. Un curioso caso de regurgitación entre adultos ha sido observado en una colonia cautiva de garcillas bueyeras *(Bubulcus ibis)* por Koenig (1962). Los adultos jóvenes siguieron pidiendo a sus padres alimento incluso cuando empezaron a criar. Parte del alimento obtenido de esta forma fue transferido a su propia progenie, los nietos de los donadores originales. Con todo, el fenómeno puede ser anormal. Las condiciones de apiñamiento en las jaulas llevó a circunstancias no usuales: los nidos se construían encima de otros, la proximidad de padres e hijos prolongada durante la madurez y gran endogamia.

El reparto altruista de alimento ha sido observado en diver-

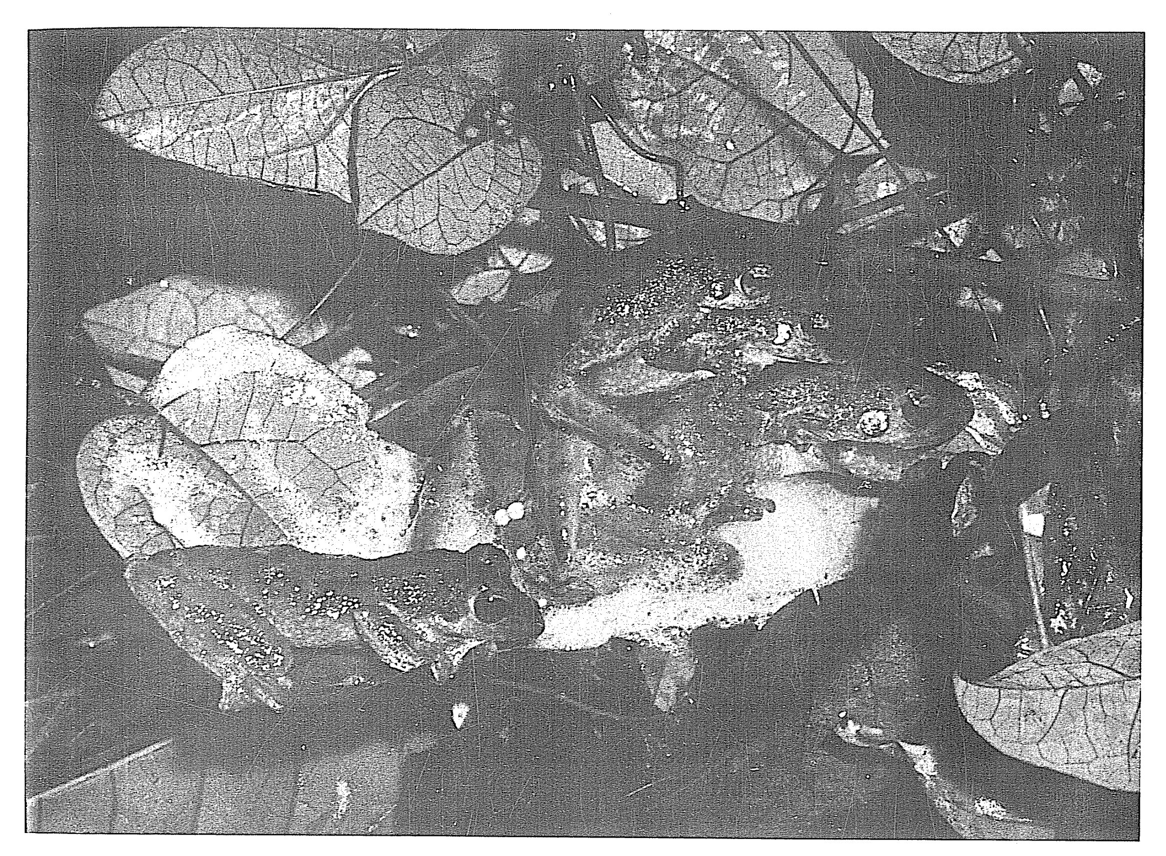


Figura 5-14
Construcción cooperativa del nido en la rana africana Chiromantis rufescens. *La hembra mayor (a la derecha) es ayudada por tres machos a extender su secreción en una espuma. (De Coe, 1967.)*

sas ocasiones dentro de los antropoides superiores. En gibones cautivos el intercambio se ha iniciado por un animal que intenta coger el alimento de otro, ya sea usurpándolo o sujetando la mano del otro mientras lo toma. El otro normalmente deja que se vaya alguna parte del alimento sin protestar. En algunas circunstancias se resistirá manteniendo el alimento fuera de alcance o, raramente, luchando. El ofrecimiento de alimento sin que se pida no parece que ocurra (Berkson y Schusterman, 1964). Los chimpancés también se piden alimento entre sí con éxito, especialmente parte de los pequeños mamíferos que estos monos matan a veces. Este comportamiento benevolente está en contraste con el de los babuinos: cuando matan y devoran pequeños antílopes, los machos dominantes se apropian de la carne y son frecuentes las peleas (Kummer, 1971). Los chimpancés también se comunican entre sí la localización del alimento. Los adultos pueden recordar la ubicación de hallazgos previos y conducir a los otros hasta el lugar caminando hacia éste de una forma característica. Si nadie lo sigue, el conductor señala el punto con un movimiento de la mano o la cabeza, y si no, golpea a otro individuo en los hombros, rodea su cintura con el brazo e intenta inducirlo a caminar juntos (Menzel, 1971). Lo que es aún más impresionante es que, grupos enteros de chimpancés se enzarzan con frecuencia en un agudo clamor retumbante cuando descubren un árbol frutal. Otros grupos lo bastante próximos como para escucharlo (más de un kilómetro) responden tumultuosamente y muchas veces se reúnen con el primero. Así pues, las comunicaciones conducen a un reparto cooperativo del alimento (Reynolds y Reynolds, 1965; Sugiyama, 1969).

Combate ritual, rendición y amnistía

La mera tolerancia de un enemigo puede ser una forma de altruismo. Las luchas entre animales de la misma especie pueden ser típicamente rituales. Con una señalización adecuada, uno de los combatientes puede descubrirse inmediatamente cuando está dispuesto a abandonar la contienda, y el ganador lo permitirá casi siempre sin ocasionarle ningún daño. Los perros salvajes africanos muestran sumisión mediante la boca abierta, bajando y ladeando cabeza y cuello y un movimiento servil y con movimiento del vientre. El perdedor se expone de este modo a más mordeduras de su oponente. Pero en este punto el ataque se modera o se detiene. Los machos de galera luchan con explosivas extensiones de sus segundos maxilípedos. Cualquier acción con estos apéndices en forma de tijera basta para seccionar a otro animal. Pero esta fatalidad raramente se produce, ya que cada galera tiene el cuidado de no dañar los delicados segmentos posteriores de su oponente (Dingle y Caldwell, 1969). Otros ejemplos de agresiones rituales pueden obtenerse, casi infinitamente, de la literatura y forman el tema principal del famoso libro de Konrad Lorenz *On aggression*. También imponen una considerable dificultad teórica: ¿Por qué no siempre se intenta matar o mutilar al enemigo de forma rotunda? Y cuando un oponente es batido en un encuentro ritual, ¿por qué no proseguir y acabar con él? Si se le deja escapar, parafraseando la rima infantil, el oponente puede vivir para luchar en otra ocasión e incluso vencer. De la forma expuesta, el enemigo parece altruista, lo que implica un riesgo innecesario para su vigor individual. Una posible explicación es que esto es bueno para las especies, ya que permite conservar al mayor número posible de individuos saludables e intactos. Esta hipótesis requiere una selección interdémica de gran intensidad, pues a nivel de selección individual la superior aptitud en tales encuentros parecería siempre dominar al genotipo que «juega sucio». Una segunda hipótesis es que la ritualización proviene de la selección familiar, o sea, la necesidad de ganar los combates sin eliminación de los genes compartidos con los otros por descendencia común. La explicación podría ser válida en muchos casos, por ejemplo las exhibiciones de lucha entre los pavos hermanos de Texas. Pero en otras especies los combates altamente ritualizados son mantenidos entre individuos que están, como mínimo, muy distanciados desde un punto de vista familiar. Una tercera hipótesis, sugerida por Maynard Smith y G. R. Price (1973; véase también a Price en Maynard Smith y Ridpath, 1972), explica el combate ritual como el resultado de la selección individual aislada. Reconoce que muchas especies animales desarrollan dos formas de combate, uno ritual y otro escalonado. La segunda forma se usa cuando un animal es herido por el oponente. Esta forma particular de gradación del comportamiento puede estabilizarse en la Evolución ya que es desventajosa ya sea enzarzándose en un combate escalonado con demasiada rapidez o no utilizarlo nunca jamás.

EL TEMA DE LA JUSTICIA

En conclusión, aunque la teoría de la selección de grupo sea todavía rudimentaria, ya ha proporcionado un rayo de luz sobre algunas cualidades de las menos comprendidas y más perturbadoras en cuanto a comportamiento social. Sobre todo, predice que la ambivalencia es una forma de vida en las criaturas sociales. Como la vacilación de Arjuna en el tema de la justicia, el individuo se ve forzado a realizar elecciones imperfectas basadas en lealtades irreconciliables, entre los «derechos» y «deberes» hacia sí mismo y hacia la familia, tribu y otras unidades de selección, cada una de las cuales posee su propio código del honor. Sin lugar a dudas, el espíritu humano se halla en constante agitación. Mientras Arjuna agonizaba decía, «Oh Krishna, la mente no descansa y es turbulenta, poderosa y obstinada; creo que no puede ser controlada con mayor facilidad que el viento». Y Krishna le replicaba, «Para aquel que está incontrolado reconozco que es difícil conseguir la Regla; pero para los espíritus obedientes que luchen por ella, podrán ganarla siguiendo el camino correcto». En el primer capítulo de este libro he sugerido que una ciencia de la Sociobiología, de unirse con la Neurofisiología, podría transformar los con-

ceptos de las antiguas religiones en un preciso recuento del origen evolutivo de la Ética, y por tanto, explicar las razones por las que nosotros efectuamos ciertas elecciones morales en lugar de otras en ciertos momentos. El que semejante comprensión produzca la Regla es algo que queda por verse. Por el momento, quizás esto baste para establecer que una fuerte hebra va desde las conductas de las colonias de termes y hermandades de pavos, hasta el comportamiento social del hombre.

Parte II

MECANISMOS SOCIALES

Capítulo 6

Tamaño del grupo, reproducción y presupuestos tiempo-energía

La selección natural, suficientemente extendida, siempre conduce a un compromiso. Cada presión de selección directora de un cambio genético en la población se opone a otras presiones igualmente de selección. A medida que la población evoluciona, las presiones más intensas eventualmente se debilitan, mientras que se intensifican las opuestas. Cuando estas fuerzas llegan finalmente a un equilibrio, puede decirse que los fenotipos de la población llegan a su óptimo evolutivo y la evolución ha pasado de un estado dinámico a otro estabilizador. Puede verse una interesante forma del proceso con especial referencia a la evolución social en la figura 6-1. Los ejes de los gráficos miden la variación de dos rasgos sociales para cierta cualidad, que podría ser el grado de complejidad o la intensidad. Los organismos de la población están representados por puntos en el plano, estando determinada la posición de cada uno por el fenotipo que posee en cuanto a los dos rasgos sociales. La nube es más densa hacia el centro. Esto constituye, por definición, la moda estadística de la población. Para cada ambiente existe sólo una o un conjunto de muy pocas posiciones en que la moda estadística se ve favorecida por la selección sobre fenotipos menos comunes. Si la población no está centrada en una de estas dos posiciones, la selección dinámica resultante tenderá a moverla hacia allí. Así pues, la selección sobrepone una especie de campo de fuerza al plano de los fenotipos. La posición en que la población entra temporalmente en descanso es el conjunto de fenotipos alrededor de los cuales están equilibradas las fuerzas selectivas y constituye el compromiso evolutivo.

Si este caso de equilibrio es generalmente cierto en los sistemas sociales, los estados débiles e intermedios en las sucesiones filogenéticas entre especies vivientes representan compromisos precoces antes que evolución y progreso. Los feno-

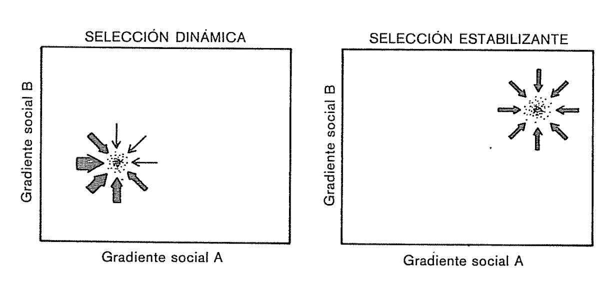


Figura 6-1
Evolución en dos rasgos sociales observada aquí como el movimiento de toda una población de organismos en un plano de fenotipos. La proporción y dirección del movimiento están determinadas por el campo de fuerzas de las presiones de selección opuestas (figura de la izquierda). Los estados estables de los rasgos sociales se alcanzan cuando hay un equilibrio entre las presiones de selección, condición denominada selección estabilizante (figura de la derecha).

tipos de la población han sido simplemente equilibrados por fuerzas selectivas en algún punto temprano como el de la zona inferior de la figura 6-1, antes que continuar alejándose, como se puede ver en el ejemplo. Es razonable postular esto como hipótesis de trabajo en el sentido de que la mayoría de especies sociales están estabilizadas, al menos temporalmente. Algunas se han detenido lo bastante abajo de la escala como para seguir siendo especies «primitivas», mientras que otras se han alejado mucho antes de estabilizarse (como puede verse en la parte derecha de la figura 6-1) hasta convertirse en especies «avanzadas».

Los ejemplos de fuerzas de selección contrarrestantes son fáciles de encontrar en la naturaleza. La intensidad del comportamiento agresivo se ve indudablemente limitada por una destructividad hacia sí mismo y hacia los parientes que causa pérdida de aptitud genética comparable a las ganancias aumentadas a partir de la derrota del enemigo. La conducta destructiva es fácil de documentar en la naturaleza. Los machos de papión sagrado, por ejemplo, hieren en ocasiones a las hembras por las que están luchando, y los machos de elefante marino aplastan a las crías durante sus espectaculares batallas territoriales. De forma similar, se han hallado pruebas relativas a un compromiso evolutivo que limita la destructividad. En general, las luchas entre animales de la misma especie rara vez sobrepasan las fronteras del estado ritual hasta el escalonado, o sea, hasta el punto en que las heridas serias son mutuamente inferidas (véase el capítulo 11). Una forma opuesta de compromiso se da durante la evolución de la conducta sumisa. Los animales pertenecientes a sistemas dominantes se someten a sus superiores, poniendo de manifiesto su estado mental con ostentaciones que a veces son muy especializadas y elaboradas, pero que no pueden forzarse más allá de ciertos límites claros. A cierto nivel de fatiga, el animal perseguido se vuelve hacia su atacante empleando una lucha escalonada o deserta del grupo totalmente. Una medida más precisa del nivel de compromiso puede obtenerse a partir de la cantidad de tiempo invertido aseando a otros animales. En muchos sistemas dominantes los individuos subordinados asean a sus superiores como un acto conciliatorio. Los macacos rhesus son tan puntillosos en este aspecto que puede aventurarse el rango del animal simplemente observando por que miembros del grupo es aseado y a cuales asea. ¿Cuánto tiempo, desde el punto de vista animal, debería dedicarse a asear a los otros? Lo bastante como para consolidar un avance en la posición. Esta cínica hipótesis está, al menos, de acuerdo con las observaciones directas de las cambiantes relaciones de dominación dentro de las tropas de macacos rhesus.

El compromiso también se manifiesta a través de la evolución del comportamiento sexual. Los machos de aves polígamas tienden a desarrollar un mayor tamaño, un plumaje más brillante y ostentaciones más conspicuas para obtener un mayor número de apareamientos. Esto se contrapone a la mayor facilidad con que los depredadores son capaces de localizar y capturar a los machos más aparatosos. En consecuencia, el cociente sexual se desequilibra progresivamente a medida que aumenta la edad. El cociente sexual de los polluelos recién salidos del cascarón en eulables sagrado de gran cola (*Cassidix mexicanus*) está equilibrado, pero dentro de los dos meses posteriores a la época de reproducción, la proporción entre aves del primer año y adultas es de 1 macho por cada 1,34 hembras, mientras que cinco meses después, en la primavera siguiente, la proporción llega a 1:2,42. Selander (1965), que descubrió este caso, cree que la tasa superior de mortalidad de los machos es, en parte, resultado de su mayor vulnerabilidad a los depredadores, lo que a su vez se debe a su conspicua coloración y pérdida de maniobrabilidad en el vuelo causada por las largas colas utilizadas en el despliegue. Un segundo hándicap parece residir en su mayor tamaño, lo que reduce la eficacia en la búsqueda de alimento.

DETERMINANTES DEL TAMAÑO DEL GRUPO

El número de miembros en una sociedad es un ejemplo de aquellos fenotipos sociales evasivos que sólo pueden comprenderse por entero con el recurso del concepto de compromiso evolutivo. Nos adentraremos en este tema considerando en primer lugar los parámetros puramente funcionales que influencian el tamaño del grupo, o precisando más, aquellos que determinan las distribuciones de frecuencias en los grupos de tamaño variable. Entonces procederemos a considerar las presiones de selección que han conducido a valores particulares de los parámetros funcionales. El análisis total debe responder preguntas a dos niveles. En primer lugar, ¿qué es lo que fuerza a los individuos a unirse en grupos y a apartarse de ellos? Y ¿qué magnitud de estas fuerzas debe operar para crear las distribuciones de frecuencias observadas? En segundo lugar, ¿hasta qué punto la selección natural ha adaptado las respuestas a las fuerzas o incluso ha moderado las fuerzas por sí mismas? Al ir avanzando del primer nivel al siguiente, el análisis oscilará de una teoría fenomenológica a otra fundamental.

La teoría fenomenológica ha sido desarrollada ampliamente por Joel E. Cohen (1969a, 1971). Cohen se inspiró en los anteriores y parcialmente fructíferos intentos de sociobiólogos como John James, J. S. Coleman y Harrison White, para ajustar las distribuciones tamaño-frecuencia a una distribución de Poisson con el término cero (o sea, la frecuencia de grupos sin miembros) eliminado. Los grupos fueron definidos como conjuntos de personas riendo, sonriendo, charlando, trabajando o dedicadas a otras actividades que indicaban una interacción cara a cara. Las poblaciones estudiadas incluían peatones en las calles de una ciudad, masas de compradores en los departamentos de un almacén y un elemental conjunto de niños de escuela en pleno juego. Cuando los miembros de pequeños conjuntos que contenían una, dos, etc. personas fueron contabilizados, se ajustaron la mayoría de veces a una distribución de Poisson con un término nulo truncado. Cohen extendió esta

aproximación a los monos del Viejo Mundo, pero se adentró más en el problema básico de derivar las distribuciones de frecuencias a partir del modelo estocástico en que los grupos de tamaño diverso y composición poseen capacidades oscilantes para atraer y mantener a miembros temporales. Se utilizaron tres parámetros: *a* es la tasa (por unidad de tiempo) a que individuos aislados en un sistema de grupos formados al azar se unen al grupo solamente a causa de las atracciones de los miembros de cualquier grupo en particular; *b* es la tasa a que un individuo solitario se une a un grupo debido a los atractivos del grupo, donde el grado de atracción del grupo puede esperarse que cambie según el número de miembros; y *d* es la tasa a que un miembro individual ya en el grupo se marcha con motivo de alguna decisión personal, independientemente del tamaño del grupo. Consideremos una población cerrada de individuos que forman libremente grupos casuales conteniendo números variables de individuos. El número de grupos conteniendo un cierto número de individuos se designa por n_i, donde $i(= 1, 2, 3 \ldots)$ representa el número de miembros. En la forma más simple de sistema social, la tasa de cambio en el número casual de grupos de un cierto tamaño puede predecirse que sea

$$\frac{dn_i(t)}{dt} = an_{i-1}(t) + b(i-1)n_{i-1}(t) - an_i(t) - b(i)n_i(t) - d(i)n_i(t) + d(i+1)n_{i+1}(t)$$

Esta fórmula establece que en un corto intervalo de tiempo, el número de grupos de tamaño i aumenta con el tiempo t según:

1. El número de grupos con un miembro menos $(i-1)$ multiplicado por la tasa (a) en que los individuos se unen al grupo independientemente de su asociación; esto *incrementa* un grupo dado de tamaño $i-1$ al tamaño i. *Más*
2. El número de grupos con un miembro menos $(i-1)$ multiplicado por la tasa $[b(i-1)]$ a que los individuos se unen a los grupos de aquel tamaño en cuanto a los atractivos de sus miembros. *Más*
3. El número de grupos con un miembro más $(i+1)$ multiplicado por la tasa $[d(i+1)]$ a que los individuos dejan espontáneamente los grupos de aquel tamaño; esto disminuye a un grupo dado del tamaño $i+1$ al i.

El número de grupos de tamaño i se ve simultáneamente *reducido* según:

1. El número de grupos que ya presentan el tamaño i multiplicado por la tasa a que los individuos son atraídos hacia el grupo independientemente de su asociación; esto aumenta el número de miembros de i hasta $i+1$. *Más*
2. El número de grupos que ya presentan el tamaño i multiplicado por la tasa $[b(i)]$ a que los individuos son atraídos hacia los grupos de tamaño i debido a la asociación. *Más*
3. El número de grupos que ya presentan el tamaño i multiplicado por la tasa de abandonos espontáneos del grupo de aquel tamaño $[d(i)]$.

Interviene una segunda ecuación relativa a la tasa de aumento de individuos solitarios en el sistema. El modelo básico puede hacerse aún más complejo, según ha demostrado Cohen (1971), añadiendo términos que incluyan otros aumentos de atracción y expulsión como funciones del tamaño y composición del grupo.

El resultado más importante del modelo básico de Cohen es la demostración de que en el equilibrio ($dn_i = 0$ para todas las i), la distribución de frecuencias de tamaños casuales de grupo en una población cerrada debiera ser una distribución de Poisson con el cero truncado cuando $b = 0$, o sea, cuando la asociación específica o tamaño de un grupo no influencian su atractivo, y una distribución binomial con el cero truncado cuando b es un número positivo. Los datos existentes de varias especies de primates, incluyendo al hombre, se ajustan razonablemente bien a una u otra de ambas distribuciones. Cohen ha demostrado además que los valores estimados de las tasas a/d y b/d constituyen una característica de la especie. Como puede verse en la tabla 6-1, aparece una disminución general en el papel del atractivo individual cuando se pasa de grupos sociales más elementales a otros más avanzados. El que esta regla se mantenga en muestras más amplias queda por ver. El punto importante es que una gran cantidad de datos numéricos previamente barajados han sido ordenados de forma preliminar de un modo sorprendentemente simple. Existen esperanzas de que al menos una de las cualidades más normales la sociabilidad, el tamaño del grupo, pueda ser inferida satisfactoriamente a partir de los modelos que especifican, como sus primeros principios, las formas y magnitud de las interacciones individuales.

Tabla 6-1

Valores de las razones de las tasas de atracción (a, b) *a la tasa de partida espontánea* (d), *en grupos de dos especies de simios y el hombre, estimadas a partir del modelo básico de Cohen de la formación casual de grupos.*

Grupo	a/d	b/d
Cercopitecos de cara negra (*Cercopithecus aethiops*)	1,15	0,66
Babuinos (*Papio cynocephalus*)	0,12	0,16
Niños lactantes	0,33	0,10
Grupos humanos diversos	0,86	0

Además de las *sociedades casuales*, o grupos, que acabamos de considerar, existen *sociedades demográficas*. La diferencia entre ambas es sólo cuestión de tiempo, pero sus consecuencias son fundamentales. El grupo casual se forma y disipa con demasiada rapidez para que las tasas de natalidad y mortalidad afecten a sus propiedades estadísticas; también la emigración e inmigración dentro y fuera de la población como un todo son insignificantes. La sociedad demográfica, en contraste, está mucho más próxima a ser cerrada que el grupo casual, y esto

persiste durante largos períodos de tiempo para la natalidad, mortalidad y migración entre demes para realizar papeles de conducción. Una forma en que puede existir la población a ambos niveles se debe a una sociedad más o menos cerrada que exista demográficamente a la vez que la asociación de grupos casuales dentro de ella cambia calidoscópicamente según una corta escala temporal. En un esfuerzo modelador separado, Cohen (1969b) demostró que cuando los miembros de sociedades demográficas nacen, mueren y migran de una sociedad a otra según tasas positivas no dependientes del tamaño del grupo a que pertenecen, la distribución de frecuencias de las sociedades con números oscilantes de miembros puede esperarse que se aproximen a una distribución binomial negativa con el término nulo truncado. Si, por otra parte, la tasa de natalidad individual es temporalmente cero, o el número de descendientes alumbrados en cada grupo por unidad de tiempo es constante independientemente del tamaño del grupo, la distribución de frecuencias debería aproximarse a una distribución de Poisson con el término nulo truncado. Estas predicciones parecen lastradas con los datos existentes de los estudios de campo con los primates. Las tropas de langures y babuinos, donde los parámetros demográficos son más o menos independientes del tamaño del grupo, conforme a una distribución binomial negativa. Las tropas de gibones son sociedades donde sólo nace una cría a un tiempo independientemente del tamaño del grupo, lo que origina que la tasa individual de natalidad sea una función decreciente del número de miembros; en este caso, el tamaño del grupo sigue una distribución de Poisson (véase la tabla 6-2). Durante los períodos saludables, las tropas de monos aulladores se ajustan a distribuciones binomiales negativas, pero a continuación de una epidemia en que los jóvenes fueron temporalmente eliminados, su distribución tamaño-frecuencia se aproximó a la de Poisson, según se había anticipado. Existe el hecho curioso de que, a pesar de una forma de las distribuciones de frecuencias correctamente predicha mediante el modelo estocástico más simple que incorpora la demografía, las dinámicas del modelo no son fieles al simple y detallado conjunto de datos demográficos (de los babuinos amarillos) de que disponía Cohen. En otros términos, la estructura interna del modelo debe hacerse más compleja de alguna forma que no puede ser adivinada.

Podemos volver ahora a los orígenes evolutivos del tamaño del grupo tratando toda la cuestión en términos del argumento siguiente. Los parámetros inmediatamente determinantes son, en sí mismos, adaptaciones por parte de los organismos individuales. La atracción por parte de un individuo solitario hacia un grupo está determinada en última instancia por la ventaja relativa de unirse al grupo, medida por la ganancia de aptitud genética inclusiva. El que un organismo intente migrar de una sociedad demográfica semicerrada a otra también está bajo la

Tabla 6-2
Distribución de tamaños de las tropas de primates. (De Cohen, 1969b.)

Gibón *(Hylobates lar)*			Babuino *(Papio)*		
Número de miembros en cada tropa	Número observado de tropas	Número de tropas predichas según la distribución de Poisson	Número de miembros en cada tropa	Número observado de tropas	Número de tropas predichas según la distribución binomial negativa
2	8	10,9	1-10	2	10,2
3	15	12,5	10-20	19	21,0
4	12	10,7	20-30	36	24,1
5	9	7,3	30-40	24	22,6
≥6	5	7,6	40-50	18	19,1
			50-60	16	15,2
			60-70	9	11,6
			70-80	10	8,6
			80-90	9	6,3
			90-100	2	4,5
			100-110	4	3,1
			110-120	...	2,2
			120-130	...	1,5
			130-140	...	1,0
			140-150	...	
			150-160	1	
			160-170	1	
			170-180	1	2,1 (150-190-)
			180-190	...	
			190-	1	

directa soberanía de la selección individual. La tasa de natalidad, como se ha visto antes (capítulo 4), es otro parámetro muy sensible a la selección, ya que no sólo es un componente clave de la aptitud reproductora sino que también contribuye —negativamente— a la tasa de sobrevivencia de los progenitores. De todos los parámetros determinantes del tamaño del grupo, sólo la tasa de mortalidad puede decirse que escapa a la clasificación como adaptación directa al ambiente.

Podemos postular que el tamaño modal de los grupos será simplemente resultado de la interacción de los valores de los parámetros que confieren una máxima aptitud inclusiva. En todas las especies sociales el tamaño modal del grupo representará, de cualquier forma, un compromiso. El tamaño debe ser superior a uno, debido a las ventajas de la búsqueda de alimento en grupo, o de la defensa o de cualquiera de las combinaciones de las «fuerzas motrices» de la evolución social revisadas en el capítulo 3. Pero no puede ser indefinidamente grande, pues más allá de un cierto número el alimento desaparece, o la defensa ya no puede ser coordinadamente efectiva, etc. Los límites superiores del tamaño del grupo son, por desgracia, mucho más difíciles de distinguir en estudios de campo de lo que son las ventajas iniciales favorecedoras de la sociabilidad en números reducidos. Sólo podemos especular, por ejemplo, con las desventajas de un excesivo tamaño en los cardúmenes de peces. La obtención de alimento debe ser, en última instancia, limitante con toda lógica. A medida que el cardumen crece los requerimientos energéticos aumentan en proporción directa con el volumen ocupado por el pez, pero la tasa de adquisición de energía crece según la superficie externa del cardumen. Los requerimientos energéticos, en otras palabras, aumentan según el cubo del diámetro del cardumen, y la dosis de energía con su cuadrado, una disparidad análoga a la ley peso-superficie del crecimiento del organismo. Existen otras desventajas potenciales de un gran tamaño. El modelo de Brock-Riffenburgh (véase el capítulo 3) hace plausible que, mezclándose en el cardumen, el pez sea encontrado con menor frecuencia por los depredadores. Si el cardumen se hace muy grande, sin embargo, hay un fuerte incentivo para los depredadores a seguir la pista continuamente y a desarrollar una orientación especial y otros rasgos de comportamiento para permanecer cerca. Goss-Custard (1970) ha desarrollado esencialmente el mismo argumento con respecto a la alimentación y defensa en las bandadas de zancudas. Los gnús se alimentan socialmente; durante la estación seca, en las llanuras del Serengeti, migran hacia nuevos territorios en grandes manadas. También los grupos de gnús parecen estar muy al tanto de los depredadores, más que los machos solitarios, aunque la diferencia no sea tan espectacular como en gacelas e impalas. Y la pertenencia a grandes manadas tiene sus propios peligros evidentes. De acuerdo con Schaller (1972), «Los gnús a veces organizan estampidas hacia un río que puede estar a un kilómetro de distancia. La larga columna de animales llega al río a toda velocidad, y si el borde es pronunciado y el agua profunda, los primeros animales son precipitados a ella mientras que las otras siguen empujando hasta que el río se convierte en una masa de animales, algunos de los cuales son atrapados y ahogados. Observé una manada semejante en Seronera que dejó diez muertos tras de sí; en tales circunstancias pueden resultar ahogados varios cientos». Jarman (1974) ha argüido, en base a una impresionante cantidad de documentación, que los límites superiores de las manadas de antílopes, incluyendo los de los gnús, están rigurosamente establecidos por los hábitos alimentarios de la especie. Por ejemplo, ramoneadores de cuerpo pequeño, como los duiker y los dik-dik, permanecen en un área reducida durante el año, donde se alimentan de flores, ramitas y cortezas en puntos relativamente fiables y muy concentrados, siendo como consecuencia de hábitos casi solitarios. En contraste, los antílopes mayores, incluidos gnús y elands, se alimentan de forma no selectiva con gran diversidad de hierbas y se trasladan estacionalmente según una amplia área de distribución. Parte en respuesta a los depredadores y parte como una adaptación a la dispersión y fluctuante cantidad de sus recursos nutritivos, vagan en grandes manadas. Pero su densidad de población, y con ella el límite superior del tamaño de la manada, está restringida por la pobre calidad nutritiva de la vegetación con que se alimentan.

Dentro de sociedades humanas cerradas funcionan principios similares, aun cuando el papel de la Naturaleza no sea tan directo o severo. Durante el siglo pasado y principios del actual, las comunidades menonitas de los Estados Unidos rurales necesitaban alrededor de 50 familias para estabilizarse. A este tamaño, las funciones básicas de comercio y servicios, tales como medicina y peluquería, podían asegurarse. Cuando sólo estaban presentes 40 familias, las comunidades aún podían sobrevivir pero eran más vulnerables. Con menos de 40 familias, la endogamia y la disrupción procedente de los más frecuentes matrimonios con forasteros llegaron a constituir serios problemas. Cuando las comunidades se hicieron muy grandes, surgieron otros tipos de disrupción: se desarrollaron rivalidades intracoloniales y el control se hizo menos efectivo. En años más recientes, el tamaño viable mínimo del grupo descendió a 20 ó 25 familias a medida que los medios de transporte y comunicación con los correligionarios de otras partes del territorio se hicieron más fáciles (Alles y col., 1949).

El control último del tamaño del grupo, siendo resultado del compromiso evolutivo, es más eficazmente analizado mediante la teoría de la optimización. En las figuras 6-2 y 6-3 se muestran dos modelos gráficos para ilustrar esta aproximación; sus curvas aventuran la forma general de las funciones. La primera, inspirada por una proposición relativa a la territorialidad del grupo por Crook (1972), supone un papel exclusivo o al menos preponderante para el presupuesto energético. En este caso extremo, la búsqueda de alimento por parte de pequeños grupos es más efectiva en cuanto a energía obtenida por animal y por unidad de tiempo que la búsqueda solitaria dentro de poblaciones de igual densidad. Crock arguyó, según creo correctamente, que a pesar de que los requerimientos energéticos de la sociedad aumenten de forma lineal con el número

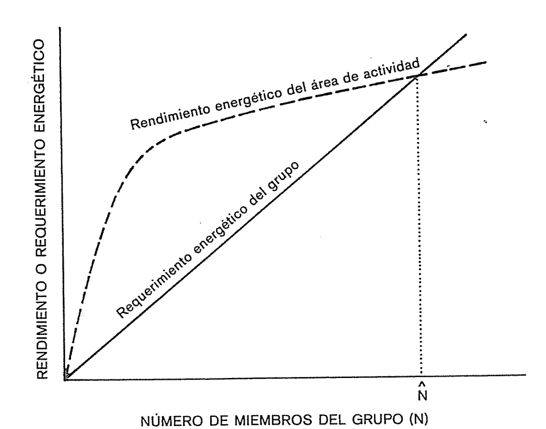


Figura 6-2

La optimización del tamaño del grupo está representada en este modelo extremo como una función exclusiva del presupuesto energético. A medida que aumenta el tamaño del grupo, las necesidades energéticas crecen en la misma proporción, pero el rendimiento energético decrece después de un rápido aumento inicial. Si no hay oposición por parte de otras presiones de selección, el tamaño modal del grupo N *debería variar en la evolución hasta un punto en que la energía rendida en el área de actividad fuera utilizada por completo.*

de sus miembros, la extensión de territorio que el grupo puede defender con eficacia desciende a partir de un cierto punto. Si el territorio defendible se traduce en rendimiento energético, es claro que existe un tamaño máximo del grupo, por encima del cual la demanda rebasa el rendimiento y la mortalidad o la emigración deben equilibrar la balanza. Cuando la población como un todo se ve limitada por la energía, en oposición a algún otro factor dependiente de la densidad como la depredación, el tamaño del grupo tenderá a evolucionar hacia un máximo. También habrá una tendencia del grupo a convertirse en territorial en cuanto a comportamiento. Cuanto más estable sea el ambiente, y más disperso se halle el alimento en tiempo y espacio, más se aproximará el tamaño del grupo al máximo teórico. En un ambiente caprichoso, sin embargo, el tamaño óptimo del grupo será normalmente menor que el máximo teórico. Esto se debe a que la energía proporcionada por una zona de distribución medida a lo largo de un prolongado período de tiempo se basa en intervalos de abundancia y escasez. El grupo debe ser lo bastante pequeño como para superar los más prolongados períodos de escasez.

El modelo de los presupuestos energéticos sólo tiene en cuenta las componentes de la aptitud añadidas por la superioridad del grupo en la defensa territorial y en las técnicas de búsqueda de alimento. Un esfuerzo modelador más general, que puede abarcar todas las componentes de la aptitud genética, puede verse de forma elemental en la figura 6-3. Tres ideas son incorporadas en este gráfico más complicado: todas las componentes de la aptitud mejoradas por la actividad del grupo deben declinar inevitablemente más allá de un cierto tamaño del grupo; las curvas de aumento, o sea, las contribuciones a la aptitud como una función del tamaño del grupo, usualmente difieren de una componente a otra; y el tamaño óptimo del grupo es aquel en que la suma de los incrementos relacionados con el grupo en relación con la aptitud es máxima. Esta figura no es más que una representación de los postulados; los datos para trazar las curvas de aptitud representadas en ella todavía no existen.

Entre los insectos sociales, el tamaño del grupo es a veces limitado en parte por la elección del lugar donde anidan. La sobrevivencia de una reina fundadora, enjambre u otra unidad de colonización depende a menudo más de la seguridad de un apropiado lugar para anidar que en la capacidad de buscar alimento. Frecuentemente este lugar es sin lugar a dudas más importante: debido a que estos insectos pueden transportar reservas de alimento suficientes para días o semanas en buches distensibles o músculos degenerados de las alas, no han de

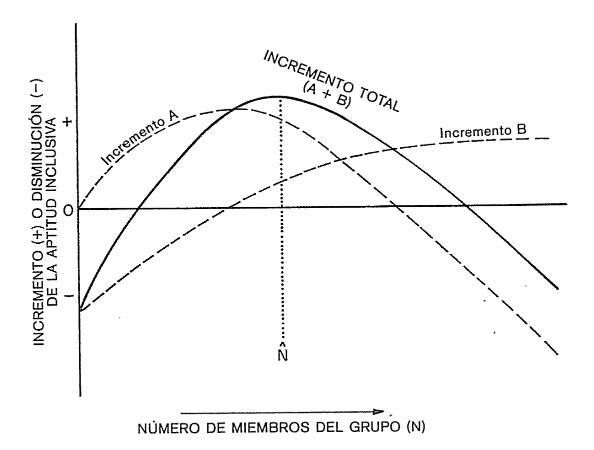


Figura 6-3

En este modelo más general, el tamaño óptimo del grupo viene dado en función de la suma máxima de las componentes de la aptitud genética. Dos contribuidores sociales a la aptitud son A *y* B, *que pudieran ser, por ejemplo, incrementos debidos a la superior búsqueda de alimento por parte del grupo y la superior defensa del grupo ante los depredadores.*

buscar alimento con mucha frecuencia; pero necesitan una constante protección de los enemigos, incluidas las hormigas y una gran variedad de depredadores, que amenazan sus existencias en cada instante y nunca con tanta intensidad como durante los primeros días. Los insectos sociales están típicamente especializados en su elección de los lugares donde establecer sus nidos. Una gran cantidad de especies de hormigas tropicales sólo anidan en cavidades dentro de los troncos o ramas de los árboles; ciertas formas de *Azteca, Pseudomyrmex* y *Tetraponera* se limitan a especies de árboles determinadas. Otras requieren refugios tales como epífitos, nidos abandonados de termes, corteza de árboles vivos y los espacios subcorticales de grandes troncos en determinados estados de descomposición. Aún otras construyen fortalezas con suelo excavado o cartón hecho de fibras vegetales masticadas. También existe una sustancial diversidad en abejas sociales, avispas y termes.

La elección evolutiva de un lugar para hacer el nido establece un límite superior sobre el tamaño de la colonia madura. Especies de abejas meliponinas que viven en delgadas ramas de los árboles del bosque presentan colonias más pequeñas que las que viven en troncos o cavidades del suelo. Las colonias mayores de hormigas pertenecen a las especies que anidan en el suelo o construyen nidos de cartón en los árboles. Las más pequeñas están especializadas en vivir en pequeños fragmentos de madera podrida embebida entre la hojarasca y el humus. Las hormigas de Nueva Guinea y otros archipiélagos del Pacífico Occidental, sitúan a las especies en expansión típicamente en terrenos de pastura, bordes de los bosques y otros hábitats ecológicamente marginales y variables. En tales lugares necesitan anidar principalmente en el suelo y en consecuencia, se caracterizan por un mayor tamaño colonial, una tendencia superior a usar pistas olorosas y un más frecuentemente expresado físicamente sistema de castas. A medida que las especies penetran los hábitats forestales, sus distribuciones geográficas se restringen más y muchas evolucionan endémicamente limitándose a una o pocas islas. Un gran porcentaje también se especializan en anidar en pequeños fragmentos de madera podrida sobre el suelo, el lugar más favorecido para las hormigas que moran en el bosque. Esta especialización comporta un reducido tamaño de la colonia madura, menor utilización de las pistas olorosas y sistemas de castas físicas reducidas (Wilson, 1959b, 1961). Brown y Wilson (1959) percibieron una tendencia similar dentro de la tribu de hormigas Dacetini y fueron capaces de relacionarla con un cambio en los hábitos alimentarios. Las especies morfológicamente más primitivas presentan grandes obreras, anidan en árboles o suelo, desarrollan colonias que contienen cientos o miles de obreras y hacen presa en diversos artrópodos pequeños. Las especies más avanzadas, pertenecientes a *Strumigenys, Smithistruma* y otros géneros, se caracterizan por un cuerpo pequeño, una preferencia por los pequeños fragmentos de madera podrida o cavidades reducidas en los troncos en descomposición como lugares donde construir el nido y un tamaño de la colonia madura de unos pocos cientos o menos. También hacen presa exclusivamente sobre un limitado número de colémbolos y otros pequeños artrópodos de cuerpo suave que son más accesibles para las hormigas que habitan entre la hojarasca.

TAMAÑO DE GRUPO AJUSTABLE

El significado de la sociedad casual, en oposición a la demográfica, reside en su tamaño ajustable. El número de animales puede ajustarse a las necesidades y oportunidades del momento. La población total que se reproduce está compuesta por un conjunto constantemente en movimiento de unidades nucleares —los animales individuales, la familia, la colonia u otras— que se agrupan temporalmente para formar agregados mayores de tamaño variable. Los agregados pueden ser pasivos y consistir en unidades nucleares que relajan su natural aversión mutua temporalmente para utilizar un recurso común, o pueden cooperar activamente para conseguir algún acierto también común. El acierto de la sociedad casual puede ser cualquier actividad que promueva vigor inclusivo, desde alimentación hasta defensa o hibernación.

Excelentes ejemplos de grupos casuales son los que proporciona Kummer (1971) y a los que califica de sociedades de fusión-fisión en primates superiores. La unidad nuclear de la sociedad de papiones hamadrías es el harén, compuesto por un macho dominante, sus hembras y la descendencia, y a menudo un macho aprendiz que está formando un harén. Al anochecer los harenes se agregan en los acantilados que les sirven de dormitorio, donde están relativamente bien protegidos de los leopardos y otros depredadores y donde, de hecho, los papiones están en posición de cooperar constituyendo un sistema defensivo y de alarma más eficaz del que pueden proporcionar los harenes individuales. Por las mañanas, los grupos se separan en bandas más pequeñas o en harenes individuales que buscan alimento y marchan por separado hacia los puntos donde comen. Existe una relación clara entre la cantidad de recursos y el tamaño de los grupos que buscan alimento. En Danakil, Etiopía, las acacias aisladas, cuyas flores y semillas constituyen la principal fuente alimentaria de los papiones, son buscadas por harenes individuales. La densidad de los papiones en cada árbol está de acuerdo con el hecho de que cada miembro del harén es capaz de mantener la distancia normal de alimentación de varios metros entre él y los otros miembros. Como resultado, los movimientos de los machos subordinados no se ven impedidos por parte de los dominantes. En grupos de diez o más acacias, el grupo que come es toda la banda, compuesta por varios harenes cuya tolerancia y atracción mutuas son desusadamente altas. De nuevo, la densidad es lo bastante baja como para que se mantengan las distancias individuales y que la eficacia de cada animal siga siendo la adecuada. Durante la estación seca, el agua se convierte en un recurso crítico. Los charcos de los ríos están separados por kilómetros y cada uno es visitado por cien o más papiones.

Los chimpancés están organizados según sociedades aún

más flexibles. Los grupos casuales de tamaño muy variable se forman, disgregan y vuelven a formarse con facilidad, aparentemente en respuesta directa a la disponibilidad de alimento (Reynolds, 1965). Los chimpancés deben buscar alimento localmente abundante que es irregular en el espacio y en el tiempo. La habilidad de dispersarse y unirse con rapidez es claramente adaptativa; estos animales utilizan incluso llamadas especiales para atraer a los demás hacia ricos hallazgos de alimento. Esta estrategia puede contrastarse con la del gorila. Estos grandes cuadrúmanos se alimentan en gran cantidad con las hojas y retoños de las plantas, una fuente de alimentos relativamente distribuida al azar. Las sociedades de gorilas son semicerradas y de composición demográfica y patrullan regular pero ampliamente solapándose por las zonas de distribución.

Algunas sociedades humanas primitivas que dependen de la caza y la recolección de recursos irregularmente distribuidos forman sociedades casuales parecidas a las del chimpancé (Lee, 1968; Turnbull, 1968; Sugiyama, 1972). La unidad nuclear del pueblo Kung del Kalahari es la familia o un pequeño número de ellas. Las unidades se unen en los campos por períodos de dos o varias semanas, durante las cuales la mayor parte de la caza capturada por los hombres y las nueces y otros vegetales recogidos por las mujeres y niños son repartidos por igual. Los pigmeos Mbuti del Congo presentan una sociedad mucho menos organizada. La unidad nuclear se aproxima más al individuo que a la familia. Los pigmeos se mueven por el bosque de acuerdo con la distribución de la caza, miel, frutos y otros tipos de alimentos irregularmente distribuidos. Los grupos se forman y se escinden de forma muy indeterminada para usar al máximo los descubrimientos de alimentos.

Las agregaciones alimentarias pasivas son comunes entre los ungulados que viven en tierras llanas. El tamaño de la manada en venados axis de la India, por ejemplo, está influenciada por el suministro alimenticio. En noviembre y diciembre de 1964, cuando el forraje predilecto era escaso y se encontraba esparcido, Schaller (1967) halló que el tamaño medio de la manada en el Parque de Kanha era algo inferior a 5. En febrero, cuando aparecieron los verdes retoños herbáceos en manchas locales, las manadas aumentaron hasta un tamaño medio de 10,5 individuos. La unidad nuclear de las sociedades de cebras es el macho adulto y su harén. Aunque los machos sean agresivos mutuamente, los harenes se unen con rapidez en manadas de un tamaño indefinidamente grande para aprovecharse de las áreas favorables de alimentación (Klingel, 1967). Una forma similar de organización poblacional ha sido descrita por Brereton (1971) en las especies de loros de campo abierto de Australia.

El tamaño del grupo está cooperativamente ajustado en los carnívoros sociales. Los grupos cazadores de lobos, hienas y leones varían de acuerdo con las dificultades halladas en atrapar la presa perseguida en un momento dado (Kruuk, 1972). Cuando los lobos cazan cabras montaraces y caribúes, sólo uno o dos miembros de la jauría persiguen a un solo animal, pero cuando la presa es un alce se unen a la caza diez o más individuos. Los leones cazan gacelas y otras presas pequeñas en solitario o en grupos reducidos. El formidable búfalo, sin embargo, a menudo requiere el esfuerzo de la mayoría o todos los miembros adultos de la familia.

El tamaño de las partidas de hormigas recolectoras, de abejas y de otros insectos sociales, se ajusta de acuerdo a la riqueza y extensión de cada hallazgo alimenticio. Las obreras de las hormigas de fuego *(Solenopsis invicta)* dejan pistas olorosas típicas hacia el nido sólo cuando perciben alimentos no recolectados. Las hermanas de nido siguen entonces estas pistas; cuando descubren algún alimento a lo largo del camino, trazan pistas propias. El número de obreras que trabajan juntas aumenta hasta que el descubrimiento alimenticio se agota, momento en que disminuye la pista por evaporación y pierde potencia. Este y otros casos de «comunicación de masas», un fenómeno básico avanzado para la organización de muchas sociedades de insectos, será descrito con mayor detalle en el capítulo 8.

Al menos dos especies de hormigas varían el tamaño de sus grupos a lo largo de períodos de tiempo demográfico en respuesta a las demandas alternantes de búsqueda de alimento e invernación. Las colonias de la esclavizadora *Leptothorax duloticus* tienden a desunirse y dispersarse hacia múltiples lugares de anidamiento durante el verano, cuando se producen las incursiones sobre los nidos circundantes de *L. curvispinosus*. En otoño se reúnen en un número menor de nidos nucleares (Talbot, 1957). La hormiga argentina *Iridomyrmex humilis* es un ejemplo de especie «unicolonial»: no pueden trazarse líneas claras en base a las respuestas agresivas entre colonias, y toda la población local que se reproduce representa una inmensa colonia. Cuando el tiempo es cálido, las poblaciones se dispersan hacia múltiples lugares de anidamiento, donde la búsqueda de alimento es más constante y eficaz. A medida que el invierno se aproxima, la población se congela según un número mucho menor de unidades invernantes en los lugares de anidamiento más protegidos (M. R. Smith, 1963; Wilson, 1971a).

MULTIPLICACIÓN Y RECONSTITUCIÓN DE LAS SOCIEDADES

Se han efectuado relativamente pocas observaciones sobre la división y los cambios internos en sociedades animales a través del tiempo demográfico. Los grupos mejor comprendidos son los mamíferos, sobre todo primates, y los insectos sociales. Ambos utilizan diversos procedimientos de multiplicación, algunos de los cuales son similares y representan una convergencia evolutiva. En general, las sociedades de ambos grupos son matriarcales y en consecuencia, la división de la sociedad depende de los deseos de las hembras reproductoras para formar nuevas asociaciones con los machos y trasladarse a nuevas ubicaciones. Al mismo tiempo, las sociedades de mamíferos difieren de las de insectos en tres detalles básicos en lo que se refiere a su multiplicación y constitución interna: son genéticamente

menos uniformes, normalmente, si no invariablemente, se dividen como resultado de interacciones agresivas entre los miembros o con los invasores foráneos, y el cronometraje y las respuestas conductuales de sus emigraciones están programadas con una rigidez mucho menor.

En las sociedades de monos del Viejo Mundo, que han sido estudiadas con excepcional cuidado por parte de japoneses y americanos en el transcurso de los últimos 20 años, la agresión masculina es el ímpetu inicial que conduce a la reorganización del grupo. La disrupción está causada por cualquiera de las tres formas de interacción siguientes: aparición de machos jóvenes dentro de la jerarquía, poder de atracción de solteros solitarios extraños a la tropa, o invasión por bandas de solteros. Durante los estudios de campo de Sugiyama (1967) con el langur *Presbytis entellus* en Dharwar, India, las tropas sufrieron una importante reorganización con un promedio de una cada 27 meses. Las tropas de *P. entellus* están compuestas tanto por grupos de hembras adultas y jóvenes gobernados por un solo macho, como por bandas de solteros. En una ocasión, un grupo de 7 machos atacó y ahuyentó al macho residente. Entonces se originaron peleas entre los usurpadores hasta que 6 fueron desalojados y sólo uno obtuvo el control. Los otros dos cambios observados directamente por Sugiyama terminaron en la división de la tropa. Una vez que un macho solitario atacó y venció al macho residente, se fugó con todos los miembros de la tropa excepto una hembra adulta, que permaneció con su antiguo consorte. En otra ocasión, una gran banda de 60 solteros o más atacó repetidamente diversos grupos de ambos sexos, forzando a los machos residentes a retirarse temporalmente. Durante la lucha, pequeños grupos de hembras se unieron a la banda de solteros, que eventualmente se mudaron a un nuevo territorio. Finalmente, haciendo honor a la naturaleza despótica de la sociedad de langures, todos los machos menos el dominante desertaron, dejándolo con el control de las hembras. Un rasgo común a las diversas divisiones y reorganizaciones fue la intolerancia de los nuevos líderes para con la descendencia de los machos residentes originales, lo que condujo a veces al infanticidio por mordedura. En general, las poblaciones de jóvenes pronto llegaron a estar compuestas enteramente por la descendencia de los nuevos tiranos.

Los macacos tienen comunidades más estables. Los cambios se dan con menor frecuencia que en las tropas de langures y son normalmente precipitados por los acontecimientos internos a las sociedades antes que por la invasión de forasteros. Las tropas de monos japoneses *(Macaca fuscata)* se dividen cuando los subgrupos de hembras y su progenie se separan gradualmente de la tropa principal, visitando las áreas de alimentación en distintos períodos y permaneciendo fuera de la influencia del macho dominante. Bajo estas circunstancias se asocian con machos adultos subordinados que también han abandonado la tropa y viven en solitario o en asociación con otros machos desterrados procedentes de la misma tropa original. Las nuevas tropas se organizan según el benigno sistema de dominación que caracteriza a la especie japonesa (Sugiyama, 1960; Furuya, 1963; Mizuhara, 1964). No parecen producirse guerras entre los grupos de solteros y las bandas establecidas.

Una feroz población de macacos rhesus *(Macaca mulatta)* en Cayo Santiago, una pequeña isla de la costa de Puerto Rico, ha sido observada desde que Stuart Altmann empezara sus estudios allí en 1955. Las poblaciones crecieron con rapidez con la ayuda de una alimentación apropiada, y hacia 1967, las dos tropas originales habíanse extendido de forma encadenada hasta crear un total de siete unidades (Koford, 1967). El proceso básico, como el observado en los macacos japoneses, consiste en la emigración de subgrupos de hembras con su progenie y parientes. Los machos frecuentemente se mueven de un grupo a otro, a menudo uniéndose primero al subgrupo formado por machos de la periferia de la banda principal y luego moviéndose dentro de la banda misma. La asociación en el subgrupo de machos se obtiene afiliándose a un «padrino», normalmente un hermano o algún otro pariente que realizó el cambio en primer lugar (A. P. Wilson, 1968; citado por Crook, 1970).

Los detalles de las fisiones de grupos difieren espectacularmente de una especie de mamíferos a otra. Mech (1970) ha obtenido una persuasiva evidencia indirecta a partir de sus propios datos y de los de Adolf Murie que sugieren que las nuevas jaurías de lobos son fundadas por una pareja adulta que se aparea y deja el grupo de procedencia. La nueva jauría pronto se ve aumentada por el primer parto de alrededor de seis lobeznos. Los jóvenes animales permanecen con los padres hasta al menos el siguiente invierno, creciendo y aprendiendo a cazar. Las nuevas jaurías de perros salvajes africanos también pueden ser fundadas por la partida de parejas. Hugo van Lawick observó al menos un ejemplo de este tipo. Las hembras presentan alumbramientos muy numerosos, del orden de diez o más crías, siendo muy agresivas hacia otras hembras y su progenie. Las hembras subordinadas son expulsadas a menudo de las proximidades de la madriguera. Si se van de forma permanente con el cónyuge, constituyen el núcleo potencial de una nueva jauría.

El perro de la pradera de cola negra, un roedor colonial, presenta un proceso de fisión de grupo radicalmente distinto (King, 1955). Las madrigueras están ocupadas comunalmente por corrillos de dos machos y cinco hembras, con su descendencia. Durante la época de celo, las hembras que poseen crías cierran parte de las madrigueras y las defienden de otros miembros de los corrillos. Los otros adultos, conjuntamente con los añales, construyen entonces nuevos sistemas de madrigueras en las proximidades. Las «ciudades» de los perros de la pradera son también extendidas por los adultos, que parecen ser repelidos por las incesantes demandas de aseo de los jóvenes. Este modelo es opuesto al de otros mamíferos, incluidos otros roedores, donde son los jóvenes quienes forman el grueso de emigrantes.

Una división de grupo similar a la de los mamíferos es la que se produce en unas pocas especies de termes, como *Anoplotermes* y *Trinervitermes,* en diversos taxones de hormigas incluyendo las hormigas amazonas y las especies de *Monomo-*

rium, Iridomyrmex y *Formica*, así como las abejas sin aguijón y las abejas melíferas. El proceso, que en el pasado ha sido calificado por los entomólogos como de gemación, hesmosis y sociotomía, consiste en la partida de reproductores funcionales con un grupo de obreras estériles lo bastante grande como para sostenerlos. La mayor parte de especies de hormigas y termes que utilizan este sistema siguen procedimientos que son relativamente casuales y dependen del descubrimiento de lugares de anidamiento nuevos y adicionales. En contraste, las hormigas amazonas, sobre todo del género *Eciton*, utilizan un complejo y estereotipado programa. Su ciclo de vida completo fue dilucidado por primera vez por T. C. Schneirla y R. Z. Brown (1952). A través de la mayor parte del año, la reina madre es el principal centro de atracción de toda la población de obreras. Constituyendo el punto focal de la agregación de obreras, mantiene literalmente unida a la colonia. La situación cambia, sin embargo, cuando tiene lugar la puesta de formas sexuadas, en época temprana de la estación seca. Este tipo de puesta no comporta obreras, pero al menos en *E. hamatum*, está formada por alrededor de 1500 machos y 6 nuevas reinas. Incluso cuando las larvas sexuadas son aún muy jóvenes, una gran fracción de obreras se afilian con la puesta y se oponen a la reina madre. En el instante en que las larvas están casi maduras, el vivaque está compuesto por dos zonas aproximadamente iguales: una sin larvas que contiene a la reina y a sus obreras afiliadas, y otra en que las obreras restantes mantienen a la puesta sexual. La colonia aún no se ha extendido de forma abierta, pero se dan importantes diferencias de comportamiento entre ambas secciones. Por ejemplo, si la reina es expulsada durante unas pocas horas, la aceptan con toda prontitud nuevamente en la primera zona, pero también es rechazada por parte de las obreras pertenecientes a la segunda. También se ha demostrado que las obreras de la zona de la reina devoran la puesta de la otra zona cuando entran en contacto.

Las reinas jóvenes son los primeros miembros de la descendencia sexual que emergen de los capullos. Las obreras bullen excitadamente alrededor de ellas prestando gran atención a la una o dos primeras en aparecer (véase la figura 6-4). Varios días después, los nuevos machos adultos emergen de sus capullos. Este acontecimiento confiere energía a la colonia, establece una serie de incursiones máximas seguidas de emigración hacia un nuevo punto de vivaqueo y en última instancia, extiende la colonia. Las incursiones son dirigidas por dos pistas olorosas radiales procedentes del lugar antiguo. A medida que se intensifican durante el día, las jóvenes reinas y sus núcleos de obreras se mueven a lo largo de uno de los rastros, mientras que la reina antigua con su núcleo sigue el otro. Cuando el enjambre derivado empieza a situarse en el nuevo lugar de vivaqueo, sólo una de las reinas vírgenes es capaz de viajar hasta allí. Las otras son mantenidas a distancia por la adherencia y hacinamiento de pequeños grupos de obreras. Son, utilizando una expresión de Schneirla, «precintadas» del resto de la colonia hija. Al igual que los cuerpos polares creados a nivel celular por la oogénesis, son rudimentos inútiles y se

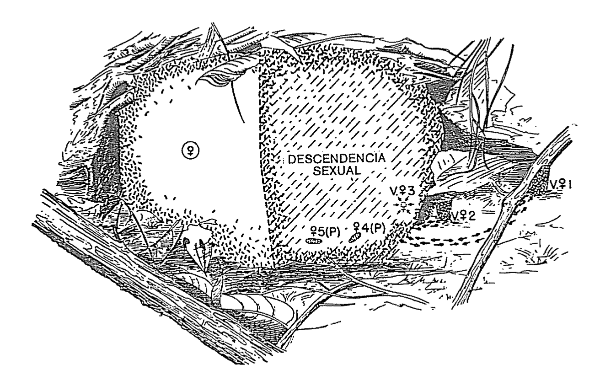


Figura 6-4

División de la colonia en las hormigas legionarias. El diagrama muestra a una masa en vivaque de unas cien mil obreras, reinas y machos de Eciton hamatum, *formando una sola colonia y la descendencia de una sola reina. La parte izquierda de la masa contiene a la reina madre pero no a estados inmaduros, mientras que la derecha es poseedora de los machos y reinas recientemente desarrollados. Dos de las reinas vírgenes (v. ♀ 1 y v. ♀ 2) han emergido de sus pupas y se han ido a un lado del vivaque para ser atendidas por enjambres de obreras que aún van de aquí para allá siguiendo las pistas olorosas. Una tercera reina virgen (v. ♀ 3) ha emergido más recientemente y aún está confinada por un grupo de obreras a los bordes de la masa, mientras que otras dos permanecen dentro de las pupas* (P). *Los machos también están todavía en el estado de pupa. (De Schneirla, 1956.)*

ven eventualmente abandonadas, dejándolas morir. Ahora existen allí dos colonias: una que contiene a la antigua reina; la otra, a la virgen triunfante y reina hija. En una minoría de casos, también la vieja reina es sustituida. O sea, la reina vieja cae víctima de la operación de precintado dejando a ambas colonias hijas con las nuevas reinas vírgenes. Esto sucede presumiblemente con una mayor frecuencia cuando la salud y el poder de atracción de la vieja reina empiezan a decaer antes de la fisión de la colonia. La edad máxima de la reina de *Eciton* es desconocida, pero se cree que es relativamente elevada para un insecto; una notable reina de *E. burchelli*, por ejemplo, ha sido recobrada después de un período de cuatro años y medio. Los machos, en contraste, sólo disfrutan de una existencia adulta de una a tres semanas. Al cabo de pocos días después de su emergencia, al menos algunos de ellos se alejan volando de su vivaqueo original a la búsqueda de otra colonia. También es posible que unos pocos se queden a la espera de aparearse con sus hermanas, cosa que simplemente no ha sido documentada hasta la fecha. En cualquier caso, las nuevas reinas son fecundadas al cabo de pocos días después de su emergencia, y casi todos los machos desaparecen dentro de las tres semanas siguientes.

Un programa igualmente elaborado pero muy diferente es el que siguen las abejas. Justamente antes de la división, lo que se produce normalmente al final del otoño, la colonia contiene sólo una reina madre y de 20 000 a 80 000 obreras. El primer acontecimiento es la construcción por parte de estas últimas de un pequeño número de celdas reales, que son grandes, de forma elipsoidal y están normalmente situadas a lo largo de los márgenes inferiores de los cuadros. Sabemos que estas celdas no se construirán a medida que la reina madre esté produciendo «sustancia regia» (ácido *trans*-9-keto-2-decenoico) por sus glándulas mandibulares en cantidad suficiente para que cada obrera reciba un promedio de al menos 0,1 microgramos por día. Pero con la llegada de la estación de enjambrazón a finales de la primavera, la producción por parte de la reina de esta sustancia disminuye, asegurándose la construcción de celdas reales. La reina deposita un huevo en cada celda real y las larvas resultantes son especialmente alimentadas por parte de las obreras, lo que asegura su desarrollo hasta reinas. El crecimiento de una nueva reina es asombrosamente rápido y sólo pasan 16 días desde la puesta del huevo hasta la eclosión de la abeja adulta, en contraste con los 21 y 24 días para la obrera y el zángano, respectivamente. Mientras se produce todo esto, el status de la reina madre cambia. Aún deposita unos pocos huevos, pero su abdomen ha disminuido de tamaño y empieza a comportarse de forma agitada. Las obreras la alimentan menos e incluso muestran hacia ella una cierta hostilidad, golpeándola y saltando sobre ella. Eventualmente, es empujada fuera de la colmena y vuela en compañía de un gran grupo de obreras. Muchos enjambres de este tipo puede darse en esta época. El enjambre «primero», conteniendo a la antigua reina, usualmente se aleja poco después de que la primera celda real haya sido coronada, antes de la pupación de la larva que contiene. El primer «postenjambre», que contiene a la primera de las nuevas reinas, se produce alrededor de ocho días después, muy poco después de que la nueva reina emerja de la celda real y se aparee (véase la figura 6-5). La ocurrencia de postenjambres depende del tamaño y la salud de la colonia, y el número de tales sucesos varía en gran medida. Eventualmente, sin embargo, alrededor de los dos tercios de las obreras dejan el nido.

Las abejas enjambradas vuelan en masa a través de distancias cortas a partir de las antiguas colmenas y se establecen en una percha, como un tronco de árbol o una rama, o el lado de un edificio, donde se acumulan apretadamente hasta formar una sólida masa de cuerpos. Se sabe que una segunda feromona producida por la glándula mandibular de la reina, el ácido *trans*-9-hidroxi-2-decenoico, hace falta para que este comportamiento agrupador se consume. Las abejas exploradoras vuelan por los exteriores del punto de vivaqueo en todas direcciones, a la búsqueda de un nuevo lugar donde anidar de forma permanente. Al encontrar un sitio nuevo, como un hueco de árbol, el alero cerrado de un edificio o una colmena comercial desocupada, las exploradoras regresan y señalan la dirección y distancia del hallazgo. Esto se realiza mediante danzas contoneadas realizadas a los lados del enjambre. Distintas exploradoras pueden anunciar diferentes lugares de forma simultánea y contrapuesta. Finalmente, el punto advertido con mayor vigor por un mayor número de obreras gana, volando hacia él todo el enjambre. Ahora existen dos colonias: la fracción que regresa al viejo nido, que adquiere una reina hija recientemente fecundada, y la fracción del nuevo nido que contiene a la antigua reina madre.

Durante un breve período, las obreras del nido original no tienen reina. Pero los mecanismos que aseguran una nueva reina ya hace tiempo que se han puesto en movimiento. Incluso antes de la construcción de las celdas reales que precedieron a la enjambrazón, las obreras habían levantado un grupo de celdas de zánganos, que a pesar de parecer como de obreras, presentaban un tamaño medio ligeramente superior. Dentro de las mismas, la reina madre deja huevos sin fertilizar, los cuales, fieles al sistema haplodiploide de la determinación sexual que prevalece en la mayor parte de Himenópteros, se convierten en machos. Cuando llevan cuatro días o más de vida adulta, los machos empiezan a desarrollar vuelos de apareamiento, viajando a través de cortas distancias a partir de los nidos hasta áreas especiales donde se unen a enjambres de machos procedentes de otros nidos próximos. Aquí, en vuelo sostenido, esperan la aproximación de las reinas vírgenes.

La primera reina virgen que emerge de la celda real es el único miembro adulto de su casta en el nido. Su madre ya ha partido, y las reinas hermanas todavía permanecen en sus celdas. Ella busca ahora a través de la colonia a sus hermanas rivales, intercambiando con ellas especiales señales sonoras descrip-

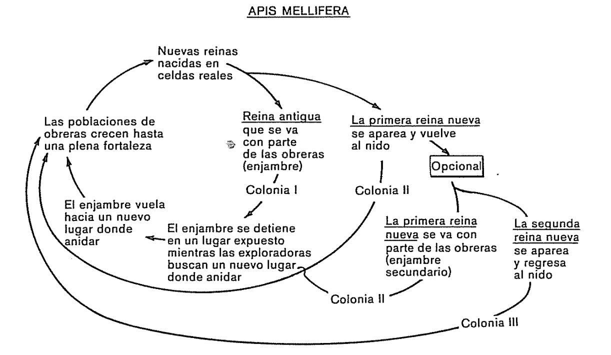


Figura 6-5
División de la colonia en la abeja (Apis mellifera). *Aun cuando en este esquema en particular sólo se muestre un enjambre pequeño, en casos extremos y condiciones naturales pueden darse dos o más. (De Wilson, 1971a.)*

tivamente denominadas «silbidos agudos» y «chachareos». Si sus hermanas emergen de sus celdas mientras ella está presente, la pelea se inicia y prosigue hasta que las hermanas son eliminadas, ya sea mediante enjambrazón o a través de un asesinato secuencial, quedando sólo la virgen original. Esta es empujada fuera del nido a realizar su vuelo nupcial obligada por el comportamiento agresivo atenuado de parte de las obreras. A medida que se aproxima a la congregación de machos, libera pequeñas cantidades de ácido 9-ketodecenoico por sus glándulas mandibulares. A medida que esta esencia se dispersa según la dirección del viento, atrae a los machos situados a distancia de 10 m o más. El apareamiento es rápido y violento; el macho literalmente expele con violencia sus genitales internos dentro de la cámara genital de la reina y pronto muere. La reina realiza algo así como 3 vuelos diarios hasta un total superior a los 12 vuelos, apareándose en cada uno con un macho distinto. Finalmente, obtiene el suficiente esperma para todo lo que dure su vida. Entonces o participa en un postenjambre, dando oportunidad a la próxima reina virgen a que emerja y se aparee o destruye a las otras jóvenes reinas, ocupando de nuevo el nido. En cualquier caso, si las condiciones son favorables, sus propias obreras hijas provocarán que la población de obreras se doble al cabo de un año, con lo que la colonia podrá dividirse de nuevo.

La gran mayoría de especies de hormigas y termes realizan la multiplicación de la colonia por medio de vuelos nupciales. Los machos y reinas vírgenes de las hormigas parten de los nidos a ciertas horas del día establecidas por ritmos circadianos. El cronometraje varía entre las especies: a media mañana para algunas especies, al final de la tarde para otras, a medianoche o las horas anteriores al alba para otras, etc. Las reinas son capaces de atraer a los machos con rapidez. Al menos en una especie, *Xenomyrmex floridanus*, liberan una feromona a partir de la glándula de Dufour (Hölldobler, 1971b). Las formas sexuales de las especies más abundantes se unen en enjambres nupciales que se forman a través de rasgos ambientales conspicuos tales como copas de árboles y campo abierto. Después de ser inseminadas por uno o varios machos, cada reina cae al suelo, se libera de sus alas y busca un lugar apropiado para establecer el nido. Si es una de las pocas que escapan de la muerte procedente de los depredadores y las colonias hostiles de su propia especie, construye una cámara de puesta y deposita en ella un paquete de huevos. Los primeros adultos que emergen son pequeñas obreras, todas ellas hembras estériles, que inmediatamente ayudan a su madre a criar a las hermanas y poner a la colonia en unas condiciones más firmes. Los machos no desempeñan ninguna función en estos esfuerzos. Ya sea que hayan participado en el apareamiento o no, pronto se separan de los grupos nupciales y vagan en solitario, destinados a morir al cabo de horas por culpa de accidentes o el ataque de depredadores. Durante las primeras etapas de su crecimiento, las nuevas colonias sólo producen obreras. Después de un período que normalmente abarca de uno a varios años, empiezan a aparecer machos y reinas vírgenes justamente antes de la estación de los vuelos nupciales. Las colonias que generan nuevas reinas se denominan maduras, en el sentido de que ya son capaces de reproducirse directamente por sí mismas.

Las colonias de termes se multiplican mediante vuelos nupciales con detalles similares a los de las hormigas, hecho notable en sí mismo debido a que el parecido se debe por entero a evolución convergente. *Incisitermes minor*, un miembro de la primitiva familia de los Kalotermitidae que se halla en los estados del sur y oeste de EE. UU., sigue un programa típico de la mayoría de clases de termes. Después de que los machos y hembras alados dejen el nido, los vuelos son sin rumbo y vacilantes. La mayoría, sin embargo, intentan ascender hasta 70 m o más y vuelan cubriendo distancias de al menos 100 m y quizás hasta de un kilómetro a partir de sus nidos de origen. A medida que los individuos alados se ponen en el suelo, rompen sus alas extendiéndolas y bajándolas con rapidez hasta que sus extremos tocan el suelo y pivotando hacia atrás y hacia delante para ejercer presión sobre ellas a nivel de las suturas basales. Entonces, el individuo sin alas corre de una forma excitada y aparentemente al azar hasta que encuentra a un miembro del sexo opuesto. Ambos individuos se detienen de improviso, se sitúan cara a cara y pasan sus antenas por encima de la cabeza del otro.

> El rey avanza hacia la reina y esta última golpea la cabeza del otro. Al cabo de cuatro o cinco de tales proposiciones, cada una de las cuales es seguida por una pausa durante la que los termes permanecen frente a frente y con sus antenas en un lento abaniqueo, el rey es aceptado o rechazado. Si es rechazado, la reina gira y se aleja con rapidez, mientras que el rey toma la dirección opuesta. Si es aceptado, la reina gira rápidamente y huye, siendo perseguida de cerca por él... Aunque la reina corra muy de prisa, el rey se mantiene próximo a ella y cuando se separan ocasionalmente, como sucede a veces, éste vuelve a tomar contacto con presteza... Después de haberse producido el apareamiento, raras veces hay separación. Es normalmente difícil alejar a los miembros de una pareja entre sí, y parece ser que raras veces, si no nunca, se abandonan mutuamente por otros consortes, aún cuando varios termes no apareados se hallen próximos (Harvey, 1934).

Esta secuencia de dealación, apareamiento y carrera en tándem es universal en los termes. En algunos grupos, como el género tropical *Nasutitermes* por ejemplo, las reinas «llaman» a los machos mediante feromonas sexuales liberadas por sus glándulas intersegmentales localizadas en el dorso abdominal. Después del apareamiento, la pareja real de *Incisitermes minor* experimenta un cambio radical en su comportamiento. Durante el vuelo nupcial y búsqueda de consorte, los termes son atraídos por la luz. En cuanto se aparean, sin embargo, son repelidos por ella y son fuertemente atraídos por la madera. Cuando encuentran un lugar apropiado, empiezan a excavar en la madera, relevándose en el trabajo, hasta acabar un túnel de entrada de alrededor de un centímetro de profundidad. El hueco de entrada es entonces sellado con una mezcla de madera masticada parecida a la masilla y una secreción gomosa. Finalmente, la pareja construye su primera celda real, una

pequeña cámara con forma de pera al extremo del túnel de entrada.

Cuando se ha terminado la celda real, la reina deposita de dos a cinco huevos. Poco después, las frágiles y blancas ninfas son alimentadas por regurgitación y, al cabo de uno o más mudas, empiezan a alimentarse por sí mismas y a aumentar el nido. Ambas actividades son, de hecho, la misma cosa. La pareja real permanece en la parte avanzada del túnel principal, mientras que las ninfas excavan cámaras de alimentación aumentadas y túneles laterales. Al final del segundo año la joven colonia ha consumido alrededor de 3 cm^3 de madera. La colonia ahora está compuesta por la pareja real, un solo soldado y diez o más pseudergates y ninfas. Cada soldado requiere un año para desarrollarse del huevo a la forma madura. El abdomen de la reina empieza a dilatarse en dos años, pero el rey tiene casi la misma apariencia o si no, un tamaño algo mermado. Al cabo de varios años más se producen formas aladas sexuales y la colonia, al igual que la colonia de hormigas que genera reinas aladas, se denomina ahora «madura».

PRESUPUESTOS TIEMPO-ENERGÍA

El tiempo que un animal dedica a cada actividad y la energía invertida en ella difieren marcadamente de uno a otro taxón. Las abejas y las hormigas segadoras *Pogonomyrmex* invierten la tercera parte de su tiempo en distintas formas de trabajo, otra tercera parte en el descanso y el tercio restante en patrullar por el nido (Wilson, 1971a). Los orangutanes machos dedican alrededor del 55 % del tiempo a la alimentación, el 35 % al descanso y el 10 % a moverse de un árbol a otro; los porcentajes en las hembras son 50, 35 y 15 %, respectivamente (Peter S. Rodman, comunicación personal). Los colibríes *(Calypte, Eulampis)* invierten entre el 76 y el 88 % de su tiempo en empollar, del 5 al 21 % a buscar néctar, del 0,5 al 1,8 % a cazar moscas, del 0,3 al 6,4 % a expulsar a otros colibríes de sus territorios, etc., según la especie de árbol ocupado (Wolf y Hainsworth, 1971).

Ya que las formas y prioridades del comportamiento social se ven constreñidas en gran medida por los presupuestos tiempo-energía de la especie, es importante establecer los principios generales de la programación de dichos presupuestos y definir las fuerzas ecológicas que conforman los programas particulares en la evolución. El estudio de los presupuestos tiempo-energía se encuentran en una etapa muy primaria. Consiste en tres fases que deben aunarse para proporcionar una visión general de una especie determinada: bioenergética, donde los requerimientos calóricos del animal están relacionados con su tamaño y modelos de actividad, comparándose luego con la energía obtenida como resultado de la actividad; enumeración de los presupuestos, en que se prepara un catálogo de comportamientos relativamente divididos con sutileza en categorías conductuales al estilo de la Etología descriptiva, dividiéndose de acuerdo con ella los costes temporales y energéticos; y el análisis ecológico, donde el ambiente natural de la especie se analiza para proporcionar una razón de ser evolutiva a los detalles del presupuesto. Estas fases, que pueden darse conjuntamente o en secuencia, van desde lo puramente fisiológico hasta lo genético y evolutivo, o sea, desde lo relativamente simple a lo más difícil. La bioenergética, la más fácil de las tres etapas, también es la mejor documentada en el momento actual; algunas de las generalizaciones resultantes de ella serán presentadas en una posterior revisión del comportamiento territorial (capítulo 12). La fase de mayor interés directamente sociobiológico, sin embargo, es el análisis ecológico que examinaremos a continuación.

Nuestros conocimientos se limitan a meros datos fragmentarios. Podemos hacer dos generalizaciones preliminares, ambas admitidas como fuertemente conjeturales por naturaleza. La primera podría denominarse *principio de rigurosidad:* los presupuestos tiempo-energía evolucionan para cumplimentar las épocas de rigor más intenso. Los zoólogos han apuntado a menudo el hecho de que los animales en medio de la abundancia pasan la mayor parte del tiempo sin hacer nada. Los leones descansan cerca de las manadas de cebras, las barracudas se mueven en las proximidades de los cardúmenes de foxinos y las aves descansan durante horas cerca de la zona de frutos, todo lo cual es poco tranquilizador para un evolucionista amante de la reflexión. ¿Por qué —se ve obligado a preguntar— no han evolucionado estas especies en el sentido de mantener a sus miembros constantemente recolectando, consumiendo, creciendo y reproduciéndose? ¿Deberían presentar una mayor aptitud los genotipos más activos? La respuesta es que, los animales y las sociedades no siempre viven en la abundancia. Sus programas tiempo-energía están ajustados a los tiempos de escasez nutritiva. Los genotipos sometidos a un más rápido crecimiento corporal y a la más acelerada de las reproducciones, o sea, los máximos consumidores, disfrutarán de ventajas durante los breves períodos de recursos sobrados pero experimentarán una severa regresión, que puede conducir posiblemente a la extinción, cuando las circunstancias se hagan difíciles. De entre las especies seleccionadas de K, cuanto más estable sea el ambiente y menos móviles los animales por separado, más prudente debe ser la inversión en crecimiento y reproducción, por tanto los animales parecerán ser más haraganes y restringidos en cualquier momento elegido al azar.

La escasez periódica de alimentos no es la única fuerza que favorece la evolución de la ociosidad. Un gran porcentaje de la población de obreras en las colonias de insectos sociales (hormigas, abejas y avispas sociales, así como termes) se encontrará descansando durante el día y la noche excepto durante los raros instantes en que todo el nido se vea activado por una invasión o perturbación mecánica. Lindauer (1961) y Michener (1964a) observaron que esta actividad aparentemente improductiva, unida a lo que podrían parecer patrullas sin objeto por el nido, mejoran la capacidad global de la colonia para responder a caprichosos cambios ambientales. Las

obreras que patrullan aseguran las necesidades de la colonia en cualquier momento y son capaces de responder a los requerimientos locales con una menor demora. Las obreras en reposo constituyen una fuerza de reserva disponible en emergencia de importancia, como el sobrecalentamiento del nido o la invasión de depredadores, que precisan del simultáneo empleo de muchos individuos. Las fuerzas en ocio se ajustan al principio de rigurosidad en el sentido de que su tamaño está determinado por las necesidades más severas periódicamente impuestas a la colonia de forma global.

La segunda proposición especulativa que puede efectuarse acerca de los programas tiempo-energía es el *principio de asignación*. Establece que los principales requerimientos de los animales son muy distintos en cuanto a las cantidades de tiempo y energía que es aprovechable dedicarles en la circulación de la aptitud genética. Además, como regla, estos requerimientos disminuyen en importancia de la forma siguiente: alimento, antidepredación y reproducción. Finalmente, en la medida en que una prioridad se vea fácilmente satisfecha por un ambiente generoso de forma temporal, más tiempo y energía se dedican a las actividades de otras prioridades. Los insectos sociales, los animales que se alimentan a través de filtros, el zooplancton, las ballenas, los elefantes y los carnívoros tales como lobos y aves de presa, se ven limitados por el alimento. Buena parte de su actividad cotidiana se invierte en asegurar el alimento. En gran medida, el comportamiento agresivo de tales organismos es territorial y está conectado con el mantenimiento de una fuente nutritiva de la que depender. Aquellos que construyen refugios, como los insectos sociales, utilizan éstos tanto para defender sus territorios de los intrusos como para protegerse de los depredadores. Las respuestas contra la depredación y el comportamiento reproductivo son efectivos y frecuentemente elaborados, pero consumen unas cantidades de tiempo y energía relativamente pequeñas.

En contraste, los elefantes marinos no tienen serios problemas de alimentación en sus territorios; las hembras, de hecho, han acumulado tales cantidades de grasa que pueden estar sin comer durante el período de crianza. Las islas en que se reproducen los elefantes marinos también están libres de depredadores. En consecuencia, los animales se concentran casi totalmente para la reproducción. Los machos han desarrollado espectaculares adaptaciones reproductoras, incluyendo un gran tamaño, control de los harenes y un comportamiento extremadamente agresivo en cuanto a mantener la dominación sobre los machos solteros de las proximidades. La mayor parte de su tiempo lo invierten en pelear, aparearse y descansar. Los insectos efímeros dedican virtualmente toda su vida adulta a la reproducción. Han eliminado el problema energético reduciendo la duración de su vida adulta a unas horas y eluden a los depredadores emergiendo simultáneamente en cantidades tan grandes que sólo puede ser consumida una pequeña fracción de ellos.

El principio de asignación no presume nada respecto a causa y efecto, excepto que el esfuerzo puesto en la alimentación, o en la antidepredación, o en la reproducción, tiende a ampliarse en la evolución hasta llenar el tiempo disponible. La expansión es detenida por los peligros presentados por el ambiente durante los períodos más difíciles, como ya se ha puesto de manifiesto con respecto a la rigurosidad episódica. Además, la compensación es más compleja que cualquier resultado aritmético simple. Existen, por ejemplo, dos estrategias extremas que pueden seguir las especies limitadas por la alimentación y que pueden desembocar en programas tiempo-energía muy distintos. En un extremo están las especies que Schoener (1971) denominó «minimizadoras del tiempo», para las cuales hay una predecible y fiable cantidad de energía en tanto en cuanto se proteja la fuente de procedencia. La especie evoluciona de forma que minimiza la cantidad de tiempo preciso para conseguir la energía disponible; el resto del tiempo puede dedicarse a otras actividades, incluyendo la defensa de la fuente nutritiva de los intrusos. Ejemplos de este tipo adaptativo los proporcionan una gran diversidad de insectos, peces y aves que mantienen los territorios donde se nutren (véase el capítulo 12). En el otro extremo se hallan los «maximalizadores de energía» o especies que consumen toda la energía disponible independientemente del coste en tiempo. Los ejemplos incluyen a las especies más oportunistas, que crecen y se reproducen con rapidez mientras hallan condiciones favorables para hacerlo. Parecen capaces de circunvenir el principio de rigurosidad sólo dispersándose ampliamente a medida que la fuente nutritiva disminuye, escapando de la extinción yendo de un lugar temporalmente favorable a otro en el ambiente.

Las dos clases de estrategas pueden o no dedicar las mismas proporciones de tiempo a la recolección de alimento, pero los modelos de comportamiento que los capacitan son muy diferentes, con significativas consecuencias para la evolución del comportamiento social. Como regla, los minimizadores del tiempo serán territoriales. También pueden defender los territorios en grupos, en cuyo caso serán estables y estarán bien organizados. Los maximalizadores de energía son más propensos a no ser sociales o como mucho, a trasladarse en manadas pobremente organizadas.

Capítulo 7

Desarrollo y modificación de la conducta social

La conducta social, como todas las otras formas de respuesta biológica, es un conjunto de mecanismos para el seguimiento de los cambios ambientales. No hay ningún organismo que esté siempre perfectamente adaptado. Casi todos los parámetros relevantes de su ambiente varían constantemente. Algunos de los cambios son periódicos y predecibles, como los ciclos claridad-oscuridad y las estaciones. Pero la mayor parte de ellos son episódicos e impredecibles, incluyendo las fluctuaciones en el número de lugares de nutrición, de anidamiento y los depredadores, alteraciones al azar de temperatura y lluvia dentro de las estaciones, etc. El organismo debe seguir estas partes del ambiente con cierta precisión desde el preciso momento en que nunca podría esperar responder correctamente a cada uno de los cambios multifactoriales, limitándose a aproximarse a una sobrevivencia durante un cierto período de tiempo durante el que pueda reproducirse al máximo. La dificultad se ve exacerbada por el hecho de que los parámetros cambian en distintas proporciones y a menudo lo hacen de acuerdo con modelos independientes. En cada estación, por ejemplo, una planta se enfrenta con irregularidades en cuanto a humedad cotidianamente, mientras que en el transcurso de décadas o centurias su especie, globalmente, debe adaptarse a pluviosidades medias anuales que aumentan o disminuyen. Un áfido debe enfrentarse a depredadores que varían ampliamente en abundancia de un día a otro, mientras a través de muchos años las especies de áfidos cambian no sólo en cuanto a abundancia sino también en cuanto a las especies que componen sus enemigos.

Los organismos resuelven el problema con un sistema de seguimiento inmensamente complejo y a muchos niveles. A nivel celular, se amortiguan las perturbaciones y se mantiene la homeostasis mediante reacciones bioquímicas que por lo común tienen lugar en menos de un segundo. Los procesos de crecimiento y división celulares, siendo algunos de ellos de desarrollo y otros meramente estabilizadores en cuanto a efecto, requieren un tiempo superior en varios órdenes de magnitud. Los mecanismos de seguimiento en organismos superiores, comportamiento social incluido, requieren de cualquier forma desde una fracción de segundo hasta una generación o algo más por terminación. Las figuras 7-1 y 7-2 sugieren cómo las respuestas de los organismos pueden clasificarse de acuerdo con el tiempo requerido. Todas las respuestas reunidas forman una jerarquía ascendente. O sea, los cambios más lentos vuelven a establecer los programas de respuestas más rápidas. Por ejemplo, un cambio dentro de una etapa más avanzada del ciclo vital trae consigo nuevos programas de respuestas fisiológicas y de comportamiento, y la liberación de una hormona altera la rapidez de la reacción hacia un estímulo dado con comportamientos aprendidos o instintivos. En ambos casos, la respuesta más lenta altera el potencial de la más rápida. Cambios más profundos son los que se producen a nivel de poblaciones enteras durante períodos superiores a una generación. En el tiempo ecológico las poblaciones aumentan o disminuyen, alterándose las estructuras de su edad como reacción a las condiciones ambientales. Éstas son las respuestas demográficas in-

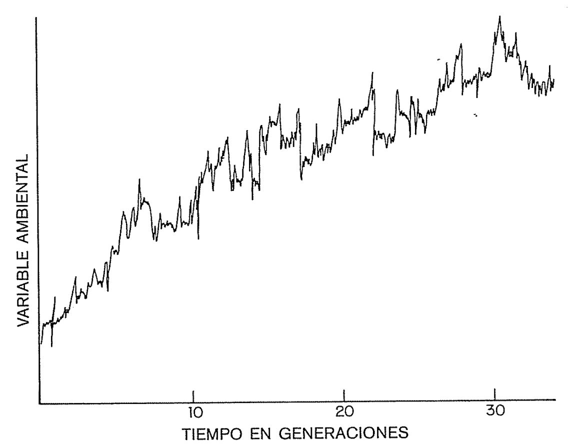


Figura 7-1

Los parámetros ambientales fluctúan a través del tiempo a corto plazo, mientras que sus valores medios lo hacen más gradualmente. Los organismos individuales deben seguir los cambios a corto plazo con respuestas fisiológicas y de comportamiento, mientras que las especies globales deben experimentar una evolución (una respuesta genética) que vaya bien con los cambios a largo plazo. El ejemplo expuesto aquí es imaginario.

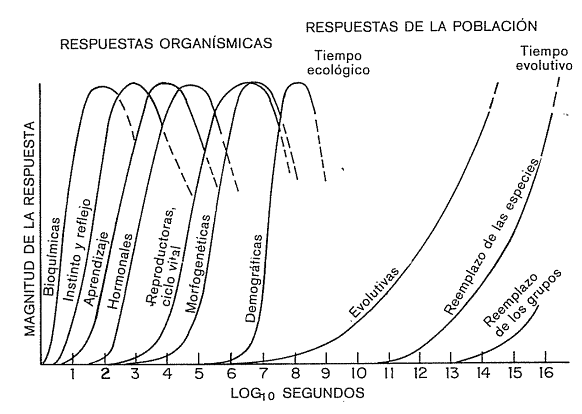


Figura 7-2

Jerarquía completa de las respuestas biológicas. Las respuestas de los organismos son evocadas por cambios en el ambiente detectables dentro de la duración de la vida, que son respuestas de la población a largo término. La jerarquía asciende con un incremento del tiempo de respuesta; es decir, cualquier respuesta dada tiende a alterar el modelo de las respuestas más rápidas. Más allá de las respuestas evolutivas se producen reemplazos de unas especies por otras o incluso de grupos enteros de especies relacionadas por otros grupos semejantes. Las curvas de respuestas mostradas aquí son imaginarias.

dicadas en la curva media de la figura 7-2. El tiempo ecológico es tan lento que las grandes secuencias de respuestas de los organismos se dan dentro de él y algunas de las cuales afectan el resultado por sí solas. Pero el tiempo ecológico también es, generalmente, demasiado rápido como para contener un cambio evolutivo extensivo. Cuando el período de observación se alarga hasta diez o más generaciones, la población empieza a responder perceptiblemente por evolución. Las variaciones a largo plazo en el ambiente permiten que ciertos genotipos prevalezcan sobre otros y que la composición genética de la población se dirija perceptiblemente hacia una moda estadística mejor adaptada. La naturaleza jerárquica del sistema de seguimiento se ve preservada, ya que los genotipos recientemente preponderantes es probable que presenten distintos parámetros demográficos a los que habían prevalecido antes, así como curvas de respuesta fisiológicas y de comportamiento diferentes. Los intervalos de tiempo se consideran ahora como evolutivos en la escala, o sea, lo bastante largos como para acompasar muchos episodios demográficos y hasta el punto de que los acontecimientos separados a nivel de organismo se vean reducidos a la insignificancia.

El concepto de nivel múltiple, jerárquicamente designado como sistema de seguimiento, se ha desarrollado según diversos contextos y con distintos grados de penetración por Pringle (1951), Bateson (1963), Skinner (1966), Manning (1967), Levins (1968), Kummer (1971), así como por Slobodkin y Rapoport (1974). Se ampliará en lo que resta de este capítulo para proporcionar una perspectiva más clara del comportamiento social como una forma de adaptación. El relato empieza en la escala temporal evolutiva y se adentra en una jerarquía según aprendizaje, función y socialización. La cuestión importante a tener en cuenta es que fenómenos tales como mediación hormonal del comportamiento, desarrollo ontogénico del mismo y motivación, aun cuando a veces se traten según un aislamiento virtual como objetos próximos de disciplinas enteras o incluso libremente conectadas bajo la rúbrica de «aspectos del comportamiento en cuanto a desarrollo», son sólo en realidad conjuntos de adaptaciones ligadas a cambios ambientales de distinta duración. No son propiedades fundamentales de los organismos según las cuales las especies deban modificar su biología, en el sentido de que la química de las histonas o la geometría de la membrana celular puedan describirse de esta forma. Los fenómenos no pueden ser explicados de forma general buscando rasgos limitantes en la corteza suprarrenal, en el mesencéfalo de los vertebrados o en otros órganos controladores, pues estos órganos han evolucionado por sí mismos

para servir a los requerimientos de múltiples sistemas de seguimiento especiales poseídos por especies determinadas.

SEGUIMIENTO DEL AMBIENTE CON CAMBIO EVOLUTIVO

Todos los rasgos sociales de la totalidad de las especies permiten una cantidad significativa de evolución rápida, que se inicia en cualquier momento. Esta afirmación puede parecer exagerada a primera vista, pero como un intento de generalización está plenamente justificada por los hechos. Todo lo que un potencial para una inmediata evolución requiere es heredabilidad dentro de las poblaciones. Moderados grados de heredabilidad han sido demostrados en la mayor variedad concebible de características, incluyendo la capacidad de cacareo y dominancia en gallinas, ostentaciones visuales de cortejo en palomas, tamaño y dispersión de los grupos de ratones, grado de cerramiento en las jaurías de perros, tendencia a la dispersión en chinches del algodoncillo y muchos otros parámetros en vertebrados e insectos (véase el capítulo 4). Un extensivo programa de investigación dedicado a la genética de la conducta social de los perros reveló significativas cantidades de heredabilidad en virtualmente todos los rasgos sometidos a análisis (Scott y Fuller, 1965).

La velocidad a que evoluciona un rasgo en una población aumenta según el producto de su heredabilidad por el proceso de intensidad de selección. Para ser más precisos, $R = h^2_N S$, donde R es la respuesta a la selección, h^2_N la heredabilidad en sentido estricto y S un parámetro determinado por la proporción de población incluida en el proceso de selección y la desviación estándar del rasgo. Pocas personas, incluidos los biólogos, aprecian la velocidad a que puede avanzar la evolución a nivel de gen. Consideremos primero las posibilidades teóricas. Vamos a representar la frecuencia de un gen dado en una población por q (con lo que cuando $q = 0$, el gen está ausente y cuando $q = 1$, es el único gen de este tipo en su locus cromosómico); y representemos por s a la presión de selección contra los homozigotos del gen. Cuando $s = 0$, los individuos que no poseen nada más que el gen sobreviven y se reproducen igual que aquellos otros tipos de genes. Cuando $s = 1$, ninguno de estos individuos dejan descendencia en la próxima generación. En la Naturaleza, la mayoría de valores de s están entre 0 y 1. La tasa de cambio en cada generación en una población grande será

$$\frac{-sq^2(1-q)}{1-sq^2},$$

de la que la expresión más simple $-sq^2(1-q)$ es una buena aproximación, pues sq^2 es normalmente una cantidad despreciable. La tasa de cambio es mayor cuando $q = 0{,}67$, pero disminuye escalonadamente a medida que el gen se hace, o más raro, o muy abundante.

En la figura 7-3 puede verse un caso actual de microevolución de un carácter que involucra comportamiento en *Drosophila melanogaster*. Aquí $s = 0{,}5$ ya que los machos homozigóticos (para dos genes «frambuesa», que afectan al color de ojos y al comportamiento) tienen la mitad de eficacia en el apareamiento que los poseedores de un solo gen frambuesa o ninguno en absoluto. La curva experimental del cambio evolutivo puede verse que está ampliamente de acuerdo con la curva teórica. En solo diez generaciones la frecuencia del gen disminuye del 50 al 10 %. Otros mutantes oculares de *Drosophila* muestran a menudo este grado de reducción en las funciones reproductivas. La base exacta del comportamiento en el mutante *amarillo* de *Drosophila melanogaster* fue elucidada por Bastock y Manning (1955), así como por Bastock (1956).

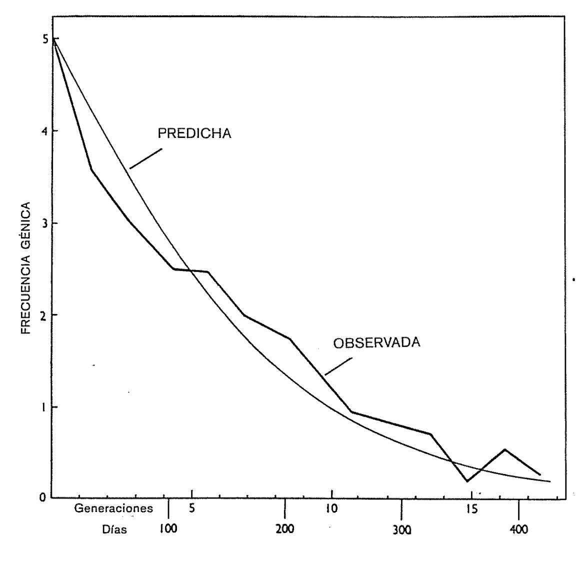


Figura 7-3

Evolución rápida de un rasgo del comportamiento bajo una moderada presión de selección: la disminución en el porcentaje de un gen en una población cuando los homozigotos se reproducen con una proporción que significa el 50 % de la de otros genotipos. La curva regular es la predicha por la teoría. La irregular, que se ajusta mucho a la curva teórica, muestra la disminución de un gen «frambuesa», que afecta tanto al color como al comportamiento en una población de laboratorio de Drosophila melanogaster. *La frecuencia del gen disminuye desde un 50 hasta un 10 % en sólo diez generaciones. (De Falconer, 1960; curva experimental basada en los datos proporcionados por Merrell, 1953.)*

Hallaron que un cortejo con éxito por parte de los machos seguía la siguiente rígida secuencia de maniobras: 1) «orientación», durante la cual el macho permanece cerca o sigue a la hembra; 2) «vibración», en que éste mueve sus alas con rapidez cerca de la cabeza de la hembra; 3) «lamedura», durante la que el macho extiende su trompa y lame el ovipositor de la hembra; y 4) intenta la cópula. Los machos homozigóticos *amarillos* son completamente normales en cuanto a movimientos y secuencia de estas maniobras, pero son menos activos en la vibración (movimiento número 2) y en la lamedura (movimiento número 3) que los machos normales. Por tanto, tendrán una menor efectividad en la cópula. Estas componentes de comportamiento son comunes en los fenotipos de poblaciones de *Drosophila* que evoluciona con rapidez.

Existen muchos otros ejemplos donde se ha obtenido una evolución significativa en caracteres de comportamiento principales en poblaciones de laboratorio en diez generaciones o menos, de acuerdo con los generosos límites predichos por la teoría. Empezando por contingentes neutros desde un punto de vista conductual, Dobzhansky y Spassky (1962), Dobzhansky y col. (1972) y Hirsch (1963) han creado líneas de *Drosophila* cuyos individuos adultos se orientan a favor o en contra de la gravedad y la luz. En sólo diez generaciones Ayala (1968) fue capaz de conseguir doblar el tamaño de la población de adultos en equilibrio en *Drosophila serrata* confinada en frascos superpoblados. Descubrió entonces que el resultado se había producido en parte a causa de una rápida variación en las líneas según la cual los adultos son más calmados y por tanto, menos susceptibles a ser golpeados y caer, quedando atrapados en el pegajoso medio de cultivo (Ayala, comunicación personal).

Gibson y Thoday (1962), mientras practicaban la selección disruptiva sobre una población de *Drosophila melanogaster* en orden a crear líneas coexistentes con números elevados y reducidos de quetas torácicas, vieron que sus dos líneas cesaron de entrecruzarse en sólo alrededor de diez generaciones. En este breve período de tiempo crearon lo que eran, en efecto, dos especies. La explicación, dilucidada en experimentos posteriores por Thoday (1964), parece ser que los genes ligados favorecedores de la «homogamia» o tendencia al apareamiento entre individuos similares, fueron simultánea y accidentalmente seleccionados al unísono con el número de quetas.

La evolución conducente a una rápida formación de especies puede presentarse incluso sin la aplicación de una presión de selección tan intensa. A fines de los años 1950, M. Vetukhiv estableció seis poblaciones a partir de un solo contingente altamente heterozigótico de *Drosophila pseudobscura* derivado de los híbridos de poblaciones procedentes de localidades muy separadas. Cincuenta y tres meses más tarde se observó que los machos preferían a las hembras de su propia población en el laboratorio a aquellas procedentes de las otras cinco (Ehrman, 1964). Después de que una línea de *D. paulistorum* perdiera espontáneamente su interfertilidad con otras líneas de laboratorio en 1958-1963, creándose así una especie incipiente, Dobzhansky y Pavlovsky (1971) duplicaron el resultado tomando líneas paralelas con entrecruzamiento y seleccionando deliberadamente en contra de los genotipos que producían híbridos. En este experimento se crearon especies incipientes dentro de las diez generaciones. Unos pocos casos de microevolución rápida de poblaciones naturales de insectos, algunas de ellas vinculadas a rasgos de comportamiento, fueron reportados por Ford (1971) y sus colegas en Inglaterra. En estos ejemplos, los coeficientes de selección (*s* en nuestra fórmula anterior) exceden típicamente de 0,1.

Una evolución del comportamiento igualmente rápida es la conseguida por los roedores mediante selección artificial, aun cuando las bases genéticas sean hasta el momento desconocidas debido a los mayores problemas técnicos que comportan la genética de mamíferos. Los ejemplos de rasgos afectados incluyen las carreras en los laberintos, tasas de defecación y micción bajo tensión, capacidad de lucha, tendencia de las ratas a matar a los ratones y timidez hacia los observadores humanos (Parsons, 1967). El comportamiento también puede evolucionar en poblaciones de roedores de laboratorio en ausencia de selección artificial. Cuando Harris (1952) proporcionó a los ratones de patas blancas criados en el laboratorio *(Peromyscus maniculatus bairdii)* y cuyo hábitat natural es el terreno cubierto de hierba, tanto herbazales como hábitats forestales simulados en el laboratorio, los ratones eligieron los primeros. Esta respuesta indicó la presencia de una componente genética en la elección del hábitat heredada de sus antepasados inmediatos. Diez años y de 12 a 20 generaciones más tarde, sin embargo, los descendientes de laboratorio de los ratones de Harris habían perdido esta tendencia a escoger el hábitat (Wecker, 1963). De ser expuestos en primer lugar al hábitat con hierba, lo elegían en última instancia, conforme a lo esperado. Sin embargo, de presentárseles primero un bosque, terminaban no mostrando preferencia por cualquiera de ambos hábitats. Estos resultados indican que hay una predisposición remanente hacia la selección del hábitat ancestral, aun cuando el corto período de evolución la haya debilitado considerablemente.

Resumiendo, hay justificaciones procedentes tanto de la teoría genética como de los experimentos con especies de animales para postular que la rápida evolución del comportamiento constituye al menos una posibilidad y que puede ramificarse hasta transformar todos los aspectos de la organización social. Los parámetros independientes cruciales siguen siendo la intensidad y persistencia de la selección natural. Si alguna de ambas es muy baja, o si la selección se está estabilizando, un cambio evolutivo significativo consumirá mucho más tiempo que el mínimo teórico de diez generaciones. Concebiblemente serían precisos millones de generaciones. Así pues, mientras que la teoría y los experimentos de laboratorio han establecido la tasa máxima posible de evolución en el comportamiento, debemos ahora, igual que siempre, volver a la Naturaleza para ver hasta qué punto la realidad está por debajo de ella.

Para calcular los papeles evolutivos en poblaciones libres hace falta retroceder hasta medidas taxonómicas. Este método,

Tabla 7-1

Tasas de evolución de los rasgos sociales, indicadas por el rango de los taxones inferiores entre los que se dan cantidades significativas de variación, dentro de las líneas filogenéticas indicadas.

Rasgo variable	Taxón	Autoridades
	VARIACIÓN ENTRE POBLACIONES DE LA MISMA ESPECIE	
Tamaño del grupo	Búfalo africano *(Syncerus caffer)*	Jarman (1974)
Grado de cohesión del grupo	Babuino *(Papio anubis)*	Rowell (1966a)
Sociedad de uno o muchos machos	Monos aulladores *(Alouatta villosa)*	Chivers (1969)
Tasa sexual	Babuino *(Papio anubis)* Cercopiteco de cara negra *(Cercopithecus aethiops)* Langur *(Presbytis entellus)*	Rowell (1966a) J. S. Gartlan in Crook (1970) Ripley (1967), Sugiyama (1967)
Relativa implicación de los adultos de ambos sexos y de los juveniles del grupo, en las interacciones agresivas	Macaco rhesus *(Macaca mulatta)*	Southwick (1969)
Presencia o no de territorio y tamaño del mismo	Muchos ejemplos—véase el capítulo 12	
Las hembras cuidan los huevos o no	Iguana marina *(Amblyrhynchus cristatus)*	Eibl-Eibesfeldt (1966)
Transporte opcional de los infantes en la espalda (o colgando del vientre) o no.	Patas *(Erythrocebus patas)*	Kummer (1971)
Dialectos en la comunicación vocal: las diferencias se deben a veces en parte en el aprendizaje y en la «deriva tradicional»	Aves: especies de *Certhia, Richmondena, Trachyphonus, Zonotrichia*, y muchos otros géneros Mamíferos: elefantes marinos *(Mirounga angustirostris)*	Lemon (1971a), Marler y Hamilton (1966), Nottebohm (1970), Thielcke (1965), Wickler y Uhrig (1969b) LeBoeuf y Peterson (1969)
Dialectos de la danza contoneada	Abeja *(Apis mellifera)*	von Frisch (1967)
	VARIACIÓN ENTRE ESPECIES DEL MISMO GÉNERO	
Estructura del grupo: harenes en *Papio hamadryas*, jerarquías masculinas en otras especies de *Papio*	Babuino *(Papio)*	Kummer (1971)
Tamaño del grupo	Monos: *Macaca, Presbytis* Antilopes: cobos *(Kobus)*, cervicabras *(Redunca)*, ciervo de El Cabo *(Alcelaphus)*, gacelas *(Gazella)*, y otros	Eisenberg y col. (1972) Estes (1967), Jarman (1974)
Porcentaje de tiempo invertido en el comportamiento social	Macacos *(Macaca)*	Davis y col. (1968)
Anidamiento colonial versus territorial	Mirlos *(Agelaius)*	Orians y Collier (1963)
Comportamiento solitario versus formador de cardúmenes	Cíclidos de agua dulce *(Tilapia)*, pez de los arrecifes *(Dascyllus)*	Dambach (1963), Fishelson (1964)
Incubación en la boca versus en el sustrato	Cíclidos de agua dulce *(Tilapia)*	Dambach (1963)
Sistemas de dominación versus territorialidad	Numerosos reptiles, aves y mamíferos—véase el capítulo 13	
Presencia o ausencia de castas estériles	Abejas y avispas primitivamente sociales	Wilson (1971a)
	VARIACIÓN ENTRE GÉNEROS	
Porcentaje de tiempo invertido en el aseo	Antropomorfos *(Pongidae)* Hormigas *(Formicidae)*	Schaller (1965b) Wilson (1971a)
Anidamiento solitario versus comunal	Cigüeñas *(Ciconiidae)*	Kahl (1971)
Comportamiento solitario versus en cardúmenes	Peces mariposa *(Chaetodontidae)*	Zumpe (1965)
	VARIACIÓN ENTRE TAXONES SUPERIORES	
Casta obrera íntegramente femenina o bisexual	Insectos: Hymenoptera (abejas, avispas, hormigas) versus Isoptera (termes)	Wilson (1971a)
Presencia o ausencia de castas estériles en sociedades avanzadas	Metazoos: supertipo artrópodos (incluidos los insectos) versus supertipo cordados (incluidos mamíferos)	Wilson (1971a)

ejemplificado en la tabla 7-1, consiste en identificar el rango de los taxones más bajos dentro de un grupo filético dado de forma que exhiba la variación en el rasgo de interés. Si distintas sociedades pertenecientes a la misma población difieren en un grado significativo entre sí, y la variación presenta bases genéticas consistentes, el grado de heredabilidad es elevado por definición y el rasgo presenta, evolutivamente hablando, una alta labilidad. En los casos en que poblaciones geográficamente discretas (demes) también difieran con notoriedad, el rasgo podrá aventurarse que evoluciona con rapidez. Si debemos situarnos a nivel de especie para encontrar variación en nuestra característica social dentro de un conjunto filogenético mayor, el rasgo habrá evolucionado evidentemente con mayor lentitud dentro de aquel conjunto. Allí donde los taxones más bajos que muestren variación sean familias u órdenes, la evolución habrá sido relativamente muy lenta.

La razón que se esconde en este esquema monográfico es muy simple. Las categorías taxonómicas (subespecies, especies, géneros, familias, etc.) se basan en grados crecientes de diferencia entre poblaciones. Cuanto mayor sea el número de características involucradas en la diferencia y mayor la magnitud de las diferencias individuales, más las poblaciones estarán situadas en series ascendentes de categorías. En otras palabras, lo más elevado de cada uno tiene la categoría de taxón. Aun cuando se hayan desarrollado medidas cuantitativas que pueden asignar un solo número a la cantidad total de diferencia (Jardine y Sibson, 1971), su magnitud depende arbitrariamente del conjunto de rasgos evaluados y de la técnica estadística empleada. Además, los puntos clave como cantidad de diferencia requerida para situar dos especies no sólo en distintos géneros sino también en familias diferentes, son del todo intuitivos y varían en la práctica de un grupo principal de organismos a otro. Los que se dedican a la clasificación de mamíferos y aves, por ejemplo, tienden a dividir las especies con un determinado grado de diferencia en categorías taxonómicas superiores a las de los entomólogos y protozoólogos. A pesar de toda esta incertidumbre, la escala taxonómica proporciona las bases más idóneas para el cálculo de la cantidad de evolución que ha tenido lugar por todo el genoma en referencia a todas las características. Los fenotipos sociales constituyen una pequeña fracción del sustrato total de características variables y están solo débilmente correlacionados, de estarlo de alguna forma, con la mayor parte de las otras características. Además, la diferencia total fenotípica entre taxones medida según la categoría con que han sido separados por los taxonomistas, es una medida equitativa de la divergencia genética total que se ha producido entre taxones y, lo más importante para nuestros propósitos, del tiempo relativo transcurrido desde la divergencia inicial a nivel de población. La divergencia social puede separarse como una variable más o menos dependiente y la diferencia fenotípica restante utilizarse como un índice del tiempo necesario para producir la divergencia social.

Para ilustrar el método no podemos hacer nada mejor que referirnos a los sistemas de comunicación en los animales. Los cantos de cortejo y de advertencia territorial pueden variar a menudo entre poblaciones de aves y ranas, creando el bien estudiado fenómeno «dialectal». Buena parte de la variación se basa en deriva de la tradición y es total o parcialmente fenotípica, como en el gorrión de píleo blanco. Pero cuando existen diferencias genéticas, probablemente indican una tasa de evolución rápida. Aunque falten escalas absolutas de tiempo, en algunos casos las diferencias deben haberse originado en un tiempo no superior a unos pocos miles de años y posiblemente mucho menos, quizás aproximándose en casos extremos al mínimo teórico. El género de lagartos *Anolis*, un conjunto de especies de rápida formación pertenecientes a la familia Iguanidae, también varía a los niveles de población y especie en cuanto a color de la papada y movimientos de oscilación vertical, componentes del cortejo y ostentaciones territoriales (Williams, 1972). Pero los movimientos básicos como los de oscilación en sí mismos y la compresión lateral del cuerpo, son mucho más conservativos. Están preservados en el género de los lagartos iguánidos que divergieron en una época tan remota como el Paleozoico o el Cretácico superior, hace más de 50 millones de años. Lo mismo puede decirse de las ostentaciones básicas en los taxones de aves más antiguas, a saber, pelícanos, palomas y ánades. El grupo que evoluciona con mayor lentitud, tal y como apuntara Moynihan (1974) recientemente, podría ser el de los cefalópodos. Tres de los principales conjuntos vivientes, los Teuthoidea (calamares), Sepioidea (sepia y sus parientes) y Octopoda (pulpos y argonautas), comparten aún algunas ostentaciones básicas a pesar del hecho de que divergieron al menos en el Jurásico inferior, hace ya 180 millones de años.

La tabla 7-1 presenta algunos de los casos mejor documentados de variación en fenotipos sociales dispuestos según una secuencia ascendente a lo largo de la escala taxonómica. El lector buscará en vano algún modelo claro. Unas pocas categorías principales de conducta pueden calificarse de evolucionar con rapidez o con lentitud siguiendo los principales taxones animales. Las ostentaciones de cortejo y territorialidad tienden a cambiar con facilidad, pero según hemos visto, existen espectaculares excepciones. Sólo un reducido número de rasgos sociales, como la presencia de castas estériles y la existencia de sociedades formadas exclusivamente por hembras en los insectos, son muy conservativos. Estas últimas distinciones, incidentalmente, han resistido desde al menos a mediados del período Cretácico, o sea, hace 100 millones de años. La debilidad de la modelación es menos sorprendente, sin embargo, considerando la gran diversidad de fuerzas motrices ecológicas que han conformado los muchos sistemas sociales apuntados aquí y la naturaleza oportunista de la Evolución en general.

Pueden obtenerse consideraciones adicionales de las tasas relativas de evolución social realizando la operación inversa de la expuesta en la tabla 7-1. Puede efectuarse una comparación entre los «sociogramas» de las poblaciones de rango distinto que incluya a todos los comportamientos sociales conocidos y la cantidad de tiempo invertido en cada uno. En otros

términos, en lugar de registrar el nivel taxonómico menor en que divergen los comportamientos sociales, se determinan las diferencias en el comportamiento social de determinados niveles taxonómicos. La literatura sobre Etología comparada ya está repleta de semejante información. Paradigmas desusadamente concienzudos pero por otro lado típicos son los proporcionados por Poirier en cuanto a las especies de langures *Presbytis entellus* y *P. johnii* (véase la tabla 7-2), por Kummer (1971) para los babuinos y por Struhsaker (1969) para los cercopitécidos en general. Si los esquemas de clasificación como estos pudieran sistematizarse para los primates y se pudieran preparar sociogramas exactos para especies que representan varios niveles distintos de divergencia taxonómica, surgiría un cuadro mucho más claro de las tasas de evolución en cuanto a varias categorías de comportamiento social. También aparecerían en abundancia nuevas correlaciones con la adaptación ecológica. Existe la misma oportunidad, por supuesto, en el estudio de todos los otros grupos de especies sociales. Un esfuerzo muy paralelo ha sido ya iniciado sobre los camellos y sus parientes (Camelidae) por Pilters (1954).

Existe un último parámetro que puede introducirse, eventualmente, en las ecuaciones evolutivas: la complejidad del cambio genético. Hemos visto que la sustitución de genes simples puede completarse, en su mayor parte, en diez generaciones. Aun cuando los efectos fisiológicos sean probablemente de una simplicidad relativa, pueden tener importantes consecuencias. La primera de ellas es que algún rasgo, digamos la agresividad o la capacidad para responder a un olor, podría reducirse o perderse. Esto podría deberse al hecho de que nuevos alelos actuaran en su mayoría disminuyendo o aboliendo ciertas capacidades metabólicas a través del bloqueo de un solo paso metabólico; el efecto sobre el comportamiento social, de existir, será muy probablemente de deterioro. En ocasiones, la necesidad de una respuesta social dada se ve eliminada por un cambio ambiental. Las especies que vuelan de día, para citar uno de los muchos ejemplos, no podrán usar ostentaciones visuales si se convierten en nocturnas o cavernícolas. En tales circunstancias, los genes negativos se verán favorecidos por la selección natural merced al principio de conservación metabólica, que significa que la energía primeramente dedicada al desarrollo y mantenimiento de estructuras inútiles aumenta la aptitud genética al unirse a estructuras útiles. Los simulacros con computadoras realizados en experimentos de laboratorio sobre *Drosophila* y otros organismos han establecido que los rasgos controlados por un número pequeño de poligenes pueden alterarse con una viveza comparable sobre todo si están dispersos por los cromosomas suficientes como para circunvenir el desequilibrio de ligamiento. Los caracteres cuantitativos bajo control poligénico pueden ser cambiados rápidamente de intensidad o signo. Un tactismo, por ejemplo, puede aumentarse o pasar de positivo a negativo. O bien la respuesta a un olor puede cambiarse desde una suave atracción hasta una fuerte atracción o una débil aversión.

Un ejemplo del próximo grado de complejidad en el cambio

Tabla 7-2

Comparación entre los sistemas de comunicación de Presbytis entellus *y* Presbytis johnii; *D, dominante; S, subordinado; E, igual. (De Poirier, 1970a.)*

	Presbytis johnii			*Presbytis entellus*			
Formas	D	S	E	D	S	E	Comentarios
Inspección anal	X	X	X	—	—	—	—
Morder el aire	X	—	X	X	—	X	—
Agacharse y luego levantarse de improviso	—	—	—	—	X	X	—
Desplazamiento	X	—	X	X	—	—	—
Pausa en la dominación	—	—	—	X	—	X	—
Abrazo	X	X	X	X	X	X	—
Abrazo/aseo	X	—	X	—	—	—	—
Muecas	X	—	—	X	—	X	¿*P. entellus* hace muecas?
Oscilación de la cabeza	X	—	—	X	X	X	—
Mirar a lo lejos	—	X	X	—	X	—	—
Acometer en el lugar	X	—	X	X	—	X	—
Montar	X	X	X	—	—	—	—
Observar distancia de dominación	—	X	X	—	X	—	—
Boca abierta	X	—	X	—	—	—	—
Presente	X	X	X	—	X	X	—
Amenaza visual	X	—	X	X	—	X	—
Agitación de la cabeza	—	X	X	—	—	—	Sólo la utilizan las hembras de *P. entellus* en estro
Golpear a	X	X	X	X	X	X	—
Golpear el suelo	—	—	—	X	—	X	—
Boca husmeante	X	—	X	—	—	—	—
Contacto	X	X	X	X	—	—	—
Sacar y meter la lengua	—	—	—	—	X	X	—
Retroceder	X	X	X	X	X	X	—
SEÑALES VOCALES							
Llamada de alarma	X	X	X	X	X	X	—
Rechinar los caninos	X	—	X	X	X	X	—
Toser	—	—	—	X	X	X	—
Risa ahogada	—	—	—	—	—	—	La usan las madres de *P. johnii*
Gruñido	X	—	—	—	—	—	—
Ladrido brusco	X	X	X	X	X	X	Lo usan tanto los machos como las hembras de *P. entellus*
Gemir	X	X	X	X	X	X	—

Tabla 7-2 *(continuación)*

Formas	*Presbytis johnii* D	S	E	*Presbytis entellus* D	S	E	Comentarios
Hipar	X	X	X	X	X	X	*¿P. entellus* eructa?
Hu-hú	X	X	X	—	—	—	—
Sonido subordinado hondo	—	X	X	—	—	—	—
Jadear	X	—	X	—	—	—	—
Rugir	X	—	—	—	—	—	—
Gritar	—	X	X	—	X	X	Sólo las crías de *P. johnii* lo usan
Ulular	—	X	X	—	—	—	—
Berrear	—	—	X	X	X	X	Sólo lo usan las hembras de *P. johnii*
Sonido subordinado segmentado	X	X	X	—	—	—	—
Chillido	X	X	X	X	X	X	—
Gorjeos	—	—	—	—	—	—	Sólo los usan las madres de *P. johnii*

genético lo constituye una variación en la función. La ritualización del movimiento de asearse las plumas en un ave para añadir una ostentación en el cortejo, la alteración de la biosíntesis en una glándula exocrina para producir una nueva feromona, la modificación de los receptores olfativos para detectar la misma feromona, la participación de un macho en el cuidado parental son cambios más complicados que la pérdida de función o una mera variación en la intensidad de su expresión. Es razonable especular que la mayor parte de los cambios en este tercer grado de complejidad implican números de poligenes que van desde moderados hasta grandes y precisan al menos cientos o miles de generaciones para pasar de un rudimentario estado de selección dinámica, a otro de selección estabilizadora, tiempo durante el cual la adaptación es más o menos perfecta.

En el nivel más elevado de la Evolución están los orígenes de formas o estructuras enteramente nuevas. La variación para estabilizar la selección puede esperarse que requiera un número de generaciones del orden de mil. Los ejemplos probablemente incluyan los orígenes del baile contoneado en las abejas, sobre todo la versión avanzada familiar utilizada por *Apis mellifera;* la glándula exocrina social única como la de Nasanov en las abejas y la postfaríngea de las hormigas; y la palabra humana. Con respecto a este último ejemplo, Gottesman (1968) ha llegado a estimar que durante las aproximadamente 35 000 generaciones necesarias para la hipertrofia del cerebro humano, el coeficiente de inteligencia ha de aumentar un promedio de 0,002 puntos por generación. Una evolución de esta magnitud no necesita avanzar con suavidad a través del tiempo. Puede hacerlo a impulsos e incluso estancarse durante los períodos intermedios. Lo importante es que se reclutan tantos genes y la coadaptación necesaria para otras estructuras y funciones se hace tan extensiva, que el progreso probablemente no será detectable en no menos de miles de generaciones.

JERARQUÍA DE LAS RESPUESTAS ORGANÍSMICAS

Examinando las pasadas jerarquías de mecanismos de seguimiento a partir del cambio evolutivo y morfogenético hasta los grados crecientemente sofisticados de aprendizaje, se encuentra un aumento estable en la especifidad y precisión de la respuesta. Una alteración genética o penetrantemente anatómica es escasamente perfectible. Es final en el sentido de que el organismo ha efectuado su elección y debe vivir o morir gracias a ello, dejando un cambio posterior para las generaciones venideras. El aprendizaje a corto plazo, por el contrario, puede acomodarse a tenues particularidades ambientales, como la dirección de un rayo de luz o la fuerza de una ráfaga de viento, y aumentar o desaparecer con rapidez según lo dicten las nuevas circunstancias. A este nivel de precisión máxima en la adaptación del comportamiento, el organismo puede hacerse a sí mismo muchas veces a lo largo de su vida. Una dirección clara en la evolución de las jerarquías de los organismos es el ajuste crecientemente sutil realizado por los organismos mayores. Por encima de un tamaño determinado, los animales pluricelulares pueden reunir neuronas suficientes como para programar un complejo repertorio de respuestas instintivas. También pueden inmiscuirse en una forma más avanzada de aprendizaje y añadir un sistema endocrino de complejidad apropiada para regular la salida e intensidad de muchos actos de comportamiento.

Las especies desde euglena hasta el hombre pueden clasificarse en grados evolutivos de acuerdo con la extensión de la jerarquía de respuestas y el grado de concentración en la fuerza de las respuestas menores, más débiles. Sería prematuro y estaría fuera de lugar intentar efectuar aquí una clasificación formal. Pero para apoyar mi principal argumento, sugeriré al menos tres grados ampliamente definidos, uno superior, otro inferior y el otro aproximadamente a mitad de camino entre los anteriores. Los paradigmas utilizados son las especies, aun cuando los rasgos particulares que las caracterizan definen los grados de acuerdo con la práctica usual del análisis filogenético.

Grado inferior: el mecanismo completo instinto-reflejo. El organismo representativo está tan simplemente construido que debe depender en gran medida o en su totalidad de estímulos ambientales que lo guíen. Quizás un fototropismo negativo lo mantenga siempre en la oscuridad, un ritmo circadiano lo haga más activo poco antes del amanecer, un fotoperíodo disminuido lo haga enquistarse en otoño, el olor de un cierto polipéptido

lo atraiga hacia la presa e induzca su voracidad, un epoxi terpenoide identifique la presencia de la pareja y lo haga emitir gametos, etc. De hecho, con esta corta lista estamos muy próximos a agotar todo el repertorio. Dotado de una red de nervios o un solo nervio central conteniendo del orden de cientos o miles de neuronas, nuestro organismo no tiene virtualmente libertad de acción en las respuestas que puede ejecutar. Es algo así como un servomecanismo de construcción barata; todos sus componentes están involucrados en la ejecución de un conjunto mínimo de respuestas esenciales. Es posible que ninguna especie real se ajuste exactamente a esta descripción, pero algo parecido es lo que presentan las esponjas, celentéreos, turbelarios acelos y muchos otros de los invertebrados inferiores más simplemente constituidos (véase Jennings, 1906; Corning y col., eds., 1973).

Grado medio: aprendizaje dirigido. El organismo presenta un sistema nervioso central totalmente elaborado con un cerebro de moderado tamaño, conteniendo entre 10^5 y 10^8 neuronas. Como los organismos pertenecientes al grado inferior, parte del comportamiento es estereotipado, totalmente programado, dependiente de estímulos no condicionados y característico de la especie. Se da una moderada cantidad de aprendizaje, pero es típicamente de una extensión limitada y reducido en cuanto a responsividad a una pequeña gama de estímulos. En cuanto a comportamiento resulta tan estereotipado como los «instintos» más programados desde un punto de vista nervioso. El nivel de respuesta puede verse intensamente influenciado por la concentración de hormonas, que están ajustadas por sí mismas a un escaso conjunto de señales ambientales. El auténtico avance que define este grado evolutivo intermedio es la capacidad de tratar particularidades en el ambiente. Según las especies, el organismo puede ser capaz no sólo de identificar a una hembra, sino también a su madre; éste no sólo puede gravitar sobre el tipo de hábitat al que está adaptada la especie, sino que puede recordar también lugares en particular, considerando una zona como su lugar personal de residencia; no sólo puede esconderse sino replegarse hacia un refugio cuya ubicación ha memorizado, y así sucesivamente. Los ejemplos de este grado evolutivo pueden hallarse entre los artrópodos más inteligentes como langostas y abejas obreras, cefalópodos, vertebrados poiquilotermos y aves.

Grado superior: aprendizaje generalizado. El organismo posee un cerebro lo bastante grande como para transportar una amplia gama de memorias, algunas de las cuales tienen pocas probabilidades de demostrar que son útiles. Puede representarse un discernimiento del aprendizaje que proporcione capacidad para generalizar de un modelo a otro y para yuxtaponer modelos de forma que sean adaptativamente útiles. Unos pocos comportamientos complejos, de existir alguno, están morfogenéticamente programados por completo a nivel neuronal. Entre los vertebrados al menos, el sistema endocrino todavía afecta a los umbrales de respuesta, pero ya que la mayor parte de comportamientos han sido modelados a partir de complejos episodios de aprendizaje y son muy dependientes del contexto en que son recibidos los estímulos, el papel de las hormonas varía en gran medida de un instante a otro y entre individuos. El proceso de socialización en este grado superior del organismo es prolongado y complejo. Sus detalles oscilan grandemente de un individuo a otro. El rasgo social clave del grado, representado por el hombre, chimpancés, babuinos, macacos y quizás algunos otros primates del Viejo Mundo y cánidos sociales (véanse los capítulos 25 y 26), es una *percepción histórica.* El conocimiento del organismo no está limitado a individuos en particular y lugares con asociaciones atractivas o adversas. Recuerda también relaciones e incidentes a través del tiempo y puede ingeniar mejoras en su status social mediante elecciones relativamente sofisticadas de trato, conciliación y formación de alianzas. Parece ser capaz de proyectarse mentalmente en el futuro, y, en unos pocos casos extremos, practicar una deliberada decepción.

Lo que queda de este capítulo completará el examen de la jerarquía de los mecanismos de seguimiento ambiental, comenzando por la morfogénesis y formación de castas, hasta llegar a las formas más precisas de aprendizaje y transmisión cultural.

SEGUIMIENTO DEL AMBIENTE CON CAMBIO MORFOGENÉTICO

La respuesta más drástica a las fluctuaciones ambientales además del cambio genético, es la modificación de la forma corporal. Muchas líneas filéticas de invertebrados han adoptado esta estrategia. En principio, el genoma se altera para aumentar su plasticidad de expresión. Dos o más tipos morfológicos, que también difieran normalmente en rasgos fisiológicos y de comportamiento, están al alcance de un organismo en desarrollo. Actuando sobre los estímulos que indiquen la condición general del ambiente, el organismo «elige» el tipo en que se transformará por sí mismo. Así pues, los rotíferos en desarrollo del género *Brachionus* forman largas espinas cuando detectan el olor de otros rotíferos depredadores pertenecientes al género *Asplancha*. El nuevo armamento evita que sean devorados. Por su parte, *Asplancha* (concretamente *A. sieboldi*) puede responder a los estímulos de canibalismo y suplementación de vitamina E desarrollándose en formas gigantes capaces de consumir presas mayores. El gigante es sólo uno de los tres distintos tipos morfológicos en que puede existir la especie (Gilbert, 1966, 1973). Los áfidos de muchas especies desarrollan alas cuando el inicio de condiciones de superpoblación se ven señalados por una creciente estimulación táctil procedente de los vecinos. Una vez tienen la capacidad de volar, estos insectos son libres de partir en busca de plantas huéspedes no superpobladas. A medida que las poblaciones de plagas de langosta se hacen más densas y los contactos entre individuos más frecuentes, pasan de la fase solitaria a la gregaria. La transformación tiene lugar en tres generaciones (véase el capítulo 4). Las langostas de la tercera generación pertenecen a la forma totalmente gregaria y son tan diferentes de sus antepasados solitarios que pueden

pasar con facilidad por una especie distinta, cosa que sucedió hasta que los entomólogos pudieron dilucidar el ciclo en su totalidad. Los estímulos que disparan la transformación de fase resultan ser los que proporcionan una fiable información acerca del grado de aglomeración. Incluyen la visión de otros objetos, pequeños y móviles, lo que mantiene a los animales juntos, y el suave tacto de otros cuerpos y apéndices. También es importante la sustancia llamada «locustol», feromona liberada por las heces de las langostas inmaduras. Dicha sustancia ha sido identificada recientemente por Nolte y col. (1973) como la 2-metoxi-5-etilfenol, un producto aparentemente procedente de la degradación del metabolismo de la lignina de las plantas.

Las formas más elaboradas de respuesta morfogenética son los sistemas de castas en los insectos sociales y los invertebrados coloniales. Con raras excepciones, la casta dentro de la que se desarrolla un animal inmaduro se basa no en la posesión de un conjunto distinto de genes, sino sólo en la recepción de estímulos ambientales, como presencia o ausencia de feromonas procedentes de otros miembros de la colonia, cantidad y calidad de los alimentos recibidos durante las épocas críticas del crecimiento y el fotoperíodo prevaleciente durante los momentos clave del mismo. La proporción de individuos pertenecientes a las diversas castas es adaptativa con respecto a la sobrevivencia y reproducción de la colonia como un todo. Los sistemas de castas serán tratados con más detalles en el capítulo 14.

TRANSMISIÓN NO GENÉTICA DE LA EXPERIENCIA MATERNA

Cuando las ratas madres se ven en tensión psicológica de cierta forma, el desarrollo emocional de sus descendientes se ve alterado por un período superior a las dos generaciones. Por decirlo de otro modo, el futuro de un individuo puede verse realmente influenciado en el seno materno. El primero en liberar este fenómeno del dominio del folklore fue W. R. Thompson (1957). Para determinar el efecto de la pura «ansiedad» de las ratas madre sobre la «emotividad» de los jóvenes, Thompson realizó el experimento siguiente. La ansiedad fue inducida condicionando a las madres antes de la gravidez para asociar el sonido de un zumbido con el dolor producido por una descarga eléctrica. Durante la gravidez, las hembras fueron expuestas sólo al sonido del zumbador, provocando una tensión de naturaleza en su mayor parte psicológica. Las medidas tomadas sólo por Thompson indicaron que la descendencia de las madres sometidas a tensión presentaba una emotividad muy superior. Específicamente, invertían un tiempo mayor para abandonar sus jaulas y alcanzar el alimento cuando se les daba la oportunidad, apartándose menos de las jaulas en el transcurso de las correrías individuales. Ader y Conklin (1963) vieron a continuación que los productos de los partos en ratas manejadas por los investigadores durante la gravidez fueron menos emotivos que los de aquellas que no habían sido manipuladas. Las crías de las madres que no habían sido tocadas no sólo cruzaban espacios abiertos con mayor presteza, sino que defecaban con una frecuencia menor mientras lo hacían. En orden a eliminar influencias postnatales, Ader y Conklin pusieron la mitad de los partos en grupos tanto de control como experimentales bajo el cuidado de madres adoptivas, con una experiencia opuesta a la de las madres naturales.

Finalmente, Denenberg y Rosenberg (1967) establecieron que las experiencias de las hembras pueden desviar el comportamiento incluso de sus nietos. En el primer paso de su experimento, las futuras abuelas fueron manipuladas o no mientras aún eran muy jóvenes. Las hijas de estas hembras estaban destinadas a ser las madres de la generación experimental y se mantuvieron confinadas durante su infancia en pequeñas jaulas de maternidad o incluso pudieron vivir en jaulas mayores de «ambiente libre» que contenían cajas de madera, discos giratorios y otros «juguetes». La interacción entre estas dos clases de experimentos produjo unas diferencias significativas en la tercera generación. Por ejemplo, los descendientes de abuelas no manipuladas cuyas madres se habían criado en una jaula de maternidad resultaron ser más activos que los descendientes de abuelas no manipuladas cuyas madres se habían criado en un ambiente libre. En otras palabras, la influencia maternal había experimentado modificaciones en sentido positivo o negativo de acuerdo con la experiencia de las abuelas.

El mecanismo de los efectos transgeneracionales sigue siendo desconocido. Las experiencias que implican tensión de cualquier tipo se sabe que provocan respuestas del complejo pituitario-adrenal, lo cual puede influenciar a su vez el desarrollo uterino de los fetos de un modo desconocido hasta el presente. Al mismo tiempo no puede descartarse la posibilidad de que la transmisión sea, al menos parcialmente, por comportamiento. Incluso en el experimento de Ader y Conklin, quienes usaron madres adoptivas y presumiblemente eliminaron la mayor parte del contacto después del parto de las madres naturales con su descendencia, ésta no fue separada de aquellas hasta transcurridas 48 horas desde el alumbramiento, tiempo quizás suficiente para que se dieran algunas interacciones en cuanto a formación del comportamiento. Sin ir más lejos y descartando el descubrimiento de algún nuevo sistema biológico, esta distinción no es el punto principal de los resultados experimentales. Su significado es la demostración de que, en un mamífero que no sea más complicado que una rata, los antecedentes familiares pueden desviar el desarrollo comportamental de los individuos con gran intensidad, y con él su status futuro dentro de las sociedades e incluso sus probabilidades de sobrevivencia y reproducción. Lo que es cierto para los roedores también se cumple casi con toda certeza para las especies más complejamente sociales como los primates superiores. Se sabe ya que el status social de los macacos rhesus y japoneses viene determinado en gran medida por el rango de las madres. Las primeras interacciones sociales de los monos y la forma en que generalmente responden a los miembros de otras tropas, están influenciadas por esta circunstancia única. Una sucesión de éxitos y

fracasos pudiera ser una consecuencia fácil, alcanzando en tres generaciones o más e incorporando experiencias y factores endocrinos que aún están por analizar completamente.

HORMONAS Y COMPORTAMIENTO

Los sistemas endocrinos elaborados han evolucionado en dos grupos principales de animales, los Arthropoda, incluyendo sobre todo a los insectos, y los Chordata, primordialmente los vertebrados. Ya que estos dos grupos taxonómicos también representan los extremos de las dos grandes ramas de la filogenia animal, digamos los superfila de los artrópodos y de los equinodermo-cordados, sus sistemas endocrinos pueden considerarse como de evolución independiente por completo. Existen diferencias básicas no sólo en la estructura y la bioquímica, sino también en la función. Las hormonas de los artrópodos sirven para mediar en el crecimiento, metamorfosis y desarrollo ovárico. Su papel en el comportamiento parece limitarse a la estimulación de la producción de feromonas y a la regulación indirecta del comportamiento reproductor mediante su influencia sobre el desarrollo gonadal. Las hormonas de los vertebrados presentan un repertorio mucho más amplio. Ayudan a regular hechos que son puramente fisiológicos, incluidos crecimiento, desarrollo, metabolismo y balance iónico. Ejercen también profundos efectos sobre los comportamientos sexual y agresivo, temas que serán considerados en los capítulos 9 y 11.

En este punto sólo necesitamos formular dos amplias generalizaciones acerca de la relación entre hormonas y comportamiento en los vertebrados. La primera es que la función de las hormonas es la de «instruir» al animal. Las hormonas influyen sobre la intensidad de sus impulsos, o utilizando una expresión más neutral y profesional, sobre el nivel de sus estados motivacionales. Además, alteran directamente otros procesos fisiológicos y grandes sectores del repertorio conductual de los animales. Sin embargo, son relativamente imperfectas como controles. Sus efectos no pueden dispararse o extinguirse con rapidez. Siguen las fluctuaciones de categoría media en el ambiente, como cambios estacionales predecibles por aumentos o disminuciones estables en el fotoperíodo diurno, la tensión de frío extremo o el peligro procedente de un depredador y la presencia de una pareja potencial señalada por la liberación de sonidos, olores y otros estímulos. Un animal no puede guiar sus actos o tomar decisiones de segundo a segundo mediante el empleo de hormonas. Debe confiar en señales más rápidas y directas que proporcionen una más fina armonización de los estados emocionales y disparen acciones específicas. La segunda generalización es la relación íntima, revelada por las nuevas técnicas de microcirugía e histoquímica que se han desarrollado en los últimos veinte años, que existe entre las hormonas potentes desde un punto de vista de comportamiento y los bloques específicos de células en el sistema nervioso central.

Estos dos rasgos de interacción hormonal y de comportamiento están bien ilustrados por el papel del estrógeno en el comportamiento sexual de los gatos hembra. Una hembra sin fecundar responde a la aproximación de un macho agachándose, elevando su trasero, echando la cola a un lado para exponer su vulva y golpeando el suelo con movimientos de sus cuartos traseros. Se resigna con presteza a ser cubierta. Si no está en celo, reacciona agresivamente a cualquier aproximación del macho. Es bien sabido que el celo se inicia con un aumento de estrógeno en sangre. Pero ¿de qué forma el estrógeno prepara a un animal para el comportamiento sexual? De ninguna forma debido al crecimiento, mediado por el estrógeno, del tramo reproductor. Cuando hembras castradas son inyectadas repetidas veces con pequeñas dosis de estrógeno durante largos períodos de tiempo, el rasgo reproductor se desarrolla por completo, aun cuando no se induzca un comportamiento sexual (Michael y Scott, 1964). La respuesta sexual de la hembra depende de una acción más directa de la hormona. Cuando se insertan agujas en ciertas partes del hipotálamo, guarnecidas de un estrógeno que se disuelva lentamente, los gatos castrados presentan un comportamiento que es típico del celo, aun cuando sus rasgos reproductores permanezcan sin desarrollar (Harris y Michael, 1964). Michael (1966) también descubrió que el estrógeno marcado radiactivamente e inyectado en la sangre es preferencialmente absorbido por las neuronas en aquellas áreas del hipotálamo más sensibles a la aplicación de hormonas por medio de agujas.

La influencia sobre las neuronas por parte de hormonas activas del comportamiento probablemente esté muy extendida entre los mamíferos. Fisher (1964) halló que pequeñas cantidades de testosterona inyectadas en el hipotálamo de las ratas evocaban comportamientos sexual y parental. Sin embargo, los resultados no se ofrecían tan claros como en el caso de los gatos. Sólo una minoría de individuos respondió, e incluso entonces lo hicieron de una forma aberrante: el comportamiento parental se vio representado por intentos de volver a llevar al nido a otros animales, incluidos los adultos, y ambos sexos asumieron la posición masculina en los intentos de cópula. Es altamente significativo que Fisher obtuviera estos resultados sólo con testosterona. Otros productos químicos y la utilización de estímulos eléctricos no consiguieron provocar semejantes comportamientos aberrantes.

Los corticoesteroides se liberan por las glándulas suprarrenales cuando los mamíferos se ven sometidos a tensión y juegan una función clave en la adaptación fisiológica general del cuerpo a nuevas circunstancias (para más detalles, véase el capítulo 11). Zarrow y col. (1968) observaron que la corticoesterona radiactiva se concentra en el hipotálamo. Ya que las crías de rata, así como los adultos, segregan la hormona cuando se ven sometidas a tensión, hay posibilidades de que las corticoesteronas y productos adrenocorticales similares actúen en el sentido de que el cerebro en desarrollo modifique muchas de las respuestas fisiológicas y de comportamiento de forma adaptativa. Tal mecanismo podría incluso contribuir a la influencia transgeneracional de la experiencia materna descrita

previamente (Denenberg, 1972). Todavía podríamos citar otro ejemplo de influencia hormonal. La testosterona mejora la agresividad general de los animales macho y aumenta sus actuaciones en el transcurso de las disputas por territorio o status. Cuando a los machos castrados de *Gerbillus* se les inyecta la hormona, desarrollan mayores glándulas ventrales de esencia y empiezan a marcar sus territorios con las secreciones. Idéntica respuesta de comportamiento es la provocada por la inyección de testosterona de disipación lenta, directamente en el interior del área preóptica, la cual se localiza justamente antes del hipotálamo (Thiessen y Yahr, 1970).

Aproximadamente en el mismo grado que las hormonas controlan algunos aspectos del comportamiento, éste controla la liberación de hormonas. Las señales intercambiadas por miembros de la misma especie frecuentemente actúan no sólo en el sentido de inducir manifiestas respuestas de comportamiento, sino también en el de alistar su fisiología. Una vez modificado de este modo, el animal receptor responde a las señales sucesivas con un repertorio de comportamientos alterado. El cortejo en la paloma torcaz depende de un exacto orden de marcha de las hormonas regulado por la percepción de señales externas. Cuando una pareja se pone en la misma jaula, el macho empieza inmediatamente el cortejo. El es el iniciador ya que sus testículos están en actividad y probablemente segregando testosterona. Se pone frente a la hembra inclinándose y arrullando repetidas veces. La visión de la ostentación masculina activa los mecanismos del cerebro de la hembra, lo que a su vez provoca la liberación de gonadotropinas por parte de la glándula pituitaria. Estas hormonas estimulan el crecimiento de los ovarios de la hembra, que empiezan a producir huevos y a liberar estrógenos en la corriente sanguínea. Los pasos fundamentales se completan con una satisfactoria iniciación del nido y el apareamiento (Lehrman, 1964, 1965).

La liberación de hormonas reproductoras en la corriente sanguínea de los ratones hembra también es sensible a las señales procedentes de otros miembros de la misma especie (Whitten y Bronson, 1970; Bronson, 1971). Al igual que en las ciencias médicas, las distintas clases de cambios fisiológicos a menudo se conocen por el nombre de sus descubridores:

1. *Efecto Bruce*. La exposición de una hembra de ratón recientemente fecundada a un macho con un olor lo bastante distinto del de su refugio, provoca un fracaso en la implantación y un rápido retorno al celo. La ventaja adaptativa hacia el nuevo macho es obvia, pero no es tan fácil ver la ventaja para la hembra y cómo la respuesta podría haber evolucionado por selección natural directa.

2. *Efecto Lee-Boot*. Cuando cuatro o más hembras de ratón se agrupan en ausencia del macho, se elimina el celo y los falsos embarazos se desarrollan en incluso un 61 % de los individuos. El significado adaptativo del fenómeno no está claro, pero es evidentemente uno de los factores responsables de la bien conocida reducción del crecimiento de la población bajo condiciones de elevada densidad de la misma.

3. *Efecto Ropartz*. Sólo el olor de otros ratones provoca que las cápsulas suprarrenales de un individuo crezcan más e incrementen su producción de corticoesteroides, dando como resultado una disminución en la capacidad reproductora del animal. Esta es en parte, pero no en toda su extensión, la explicación del bien conocido síndrome de tensión. Hay ecólogos que han invocado este síndrome como la explicación de la fluctuación poblacional, incluyendo los ocasionales «choques» de las poblaciones demasiado densas descritos en el capítulo 4.

4. *Efecto Whitten*. Una sustancia olorosa que se encuentra en la orina del ratón macho induce y acelera el ciclo menstrual de la hembra. El efecto se observa con mayor rapidez en las hembras cuyos ciclos han sido suprimidos por agrupamiento; la introducción de un macho en este momento inicia sus ciclos más o menos simultáneamente produciéndose la menstruación al cabo de tres o cuatro días.

Hasta que las feromonas no sean identificadas químicamente, el número de señales implicadas en los diversos efectos no puede conocerse con certeza. Bronson (1971) cree que sólo tres sustancias pueden intervenir en todos los cambios fisiológicos observados: un inductor de la menstruación, un inhibidor de la misma y un activador adrenocortical. Martha McClintock (1971) informó sobre una tendencia hacia la sincronización en el ritmo menstrual de las mujeres jóvenes que vivían en el mismo dormitorio de una escuela, un efecto que no difiere del observado en roedores. Que el olor se vea involucrado es algo que todavía no se sabe.

La tensión tiene una influencia importante en el sistema endocrino de los mamíferos, hecho conocido por la ciencia médica desde 1825, año en que Parry observó el resultado del hipertiroidismo en seres humanos después de una experiencia severamente aterradora. Lo que no ha sido totalmente apreciado hasta hace poco, sin embargo, es la profundidad y alcance de esta influencia. Estudios sistemáticos con macacos rhesus han puesto de relieve que están implicadas la pituitaria, el tiroides y las glándulas suprarrenales, así como los elementos glandulares de los órganos reproductivos en ambos sexos. La principal técnica de identificación de los efectos, ampliamente utilizada por John W. Mason y sus asociados, es una aplicación especial del procedimiento de evasión de Sidman. El mono es confinado en una habitación a prueba de ruidos y colocado en una silla, tratamiento que se supone no crea una tensión desusada. Entonces se aplica un choque eléctrico a intervalos de 20 segundos sin otra señal de alerta que una luz roja encendida durante toda la sesión de evasión. Cuando la luz emite destellos, el mono debe accionar una palanca de mano que opera sobre un microconmutador, lo que provoca la nueva entrada en funcionamiento de un período de 20 segundos. Si el animal no consigue accionar el mando en el transcurso de los 20 segundos subsecuentes, se cierra un circuito y se administra a sus pies un ligero choque eléctrico. La intensidad del choque está ajustada al nivel mínimo requerido para mantener el comportamiento de evasión. El efecto obvio de tales sesiones es una tensión mantenida y generalizada. Las respuestas endo-

crinas resultantes del procedimiento están documentadas en la figura 7-4. Como Mason ha argüido, podrían representar sólo una fracción de los fenómenos totales. Muchas de las respuestas interactúan entre sí más allá, y estas interacciones desembocan en última instancia en cambios complejos de la fisiología y el comportamiento del animal que son difíciles de establecer. El más ligero de estos cambios va más allá de la simple respuesta condicionada mediante la que el mono se protege a sí mismo del choque eléctrico. Implican parámetros de comportamiento tales como agresividad, proclividad al apareamiento, deseos de exploración, volumen y frecuencia de la micción, y otros.

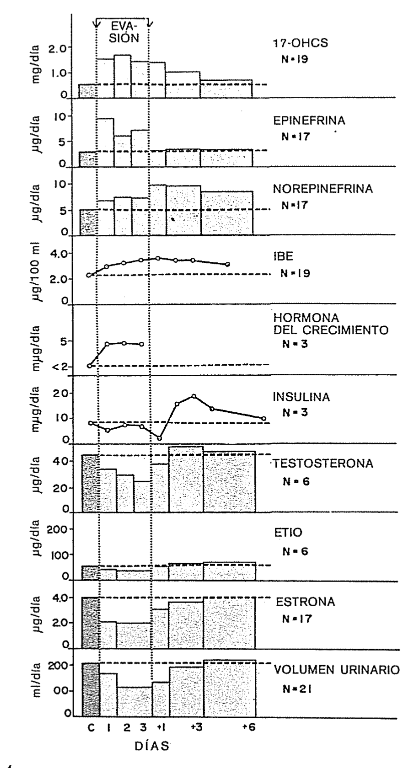


Figura 7-4

Respuestas endocrinas a la tensión en el macaco rhesus. Durante un «período de evitación» de tres días bajo condiciones de laboratorio muy estrictas, los monos fueron obligados a coger una barra con intervalos de tiempo frecuentes para evitar un débil choque eléctrico. Los niveles hormonales mostrados son las cantidades en plasma u orina. El volumen urinario indicado sirve como una medida indirecta del efecto antidiurético de las hormonas. En los siguientes tres días de tensión, los monos fueron controlados durante otros seis días, y en este tiempo las concentraciones hormonales empezaron a volver a los niveles previos a la tensión. 17-OHCS significa 17-hidroxicorticosteroide urinario; IBE, yodo butanol extraíble, una medida de la actividad tiroidea; y ETIO, etiocolanolona. (De Mason, 1968.)

Parece probable pero no se ha demostrado adecuadamente que los mismos efectos resultan de la tensión social dentro de especies normalmente constituidas. Rowell (1970) observó que las hembras subordinadas de *Papio anubis* derrotadas por otras hembras de la tropa presentaban ciclos menstruales más largos. Cuando fueron aisladas de sus adversarias, sus engrosamientos perineales aumentaron de tamaño, mientras que la piel de sus genitales pasaba de un rosado intenso a otro grisáceo. No hay motivo para esperar que los cambios hormonales inducidos por tales tensiones en el entorno social sean menos profundos que las inducidos por los psicólogos experimentales mediante choques eléctricos y otros estímulos ingeniados.

APRENDIZAJE

La dirección del aprendizaje

Visto de una cierta forma, el fenómeno del aprendizaje crea una paradoja fundamental. Parece ser una fuerza negativa en la evolución. ¿Cómo puede evolucionar el aprendizaje? A no ser que actúe algún proceso de Lamarck, los actos individuales del mismo no pueden ser transmitidos a la descendencia. Si el aprendizaje es un proceso generalizado mediante el cual cada cerebro es impresionado de nuevo por la experiencia, el papel de la selección natural debe ser únicamente el de mantener la tabla rasa del cerebro limpia y maleable. En la medida en que el aprendizaje es supremo en el repertorio de una especie, el comportamiento no puede evolucionar. Esta paradoja se ha resuelto en los escritos de Niko Tinbergen, Peter Marler, Sherwood Washburn, Hans Kummer y otros. Lo que evoluciona es la dirección del aprendizaje, o sea, la facilidad relativa con que se efectúan ciertas asociaciones y con que los actos son aprendidos, y otros desviados incluso frente a un intenso refuerzo. Pavlov estaba simplemente equivocado cuando postuló que «cualquier fenómeno natural arbitrariamente elegido puede ser convertido en estímulos condicionados». Sólo pequeñas partes del cerebro se parecen a una tabla rasa; esto es cierto incluso para los seres humanos. El resto se parece más a un negativo que espera ser sumergido en el líquido revelador. Siendo este el caso, el aprendizaje también sirve como un marcapasos de la evolución. Cuando el comportamiento exploratorio conduce a uno o varios animales hacia una ruptura que mejora la sobrevivencia y la reproducción, la capacidad para este tipo de comportamiento exploratorio y la imitación del

acto satisfactorio se ven favorecidas por la selección natural. Las porciones habilitadas de la anatomía, particularmente el cerebro, serán pues perfeccionadas por la evolución. El proceso puede conducir a una mayor estereotipia —formación del «instinto»— del nuevo comportamiento acertado. Una oruga accidentalmente capturada por un esfécido podría ser el primer paso hacia la evolución de una especie cuyo comportamiento de búsqueda esté preferentemente dirigido hacia las orugas. O, más raramente, el acto aprendido puede producir una inteligencia superior. Tal y como Washburn ha dicho, una mente humana puede guiar fácilmente a un chimpancé hacia un nivel de actuaciones muy superior al comportamiento normal de la especie. En ambas especies, la avispa esfécida y el hombre, la estructura del cerebro ha sido modificada de formas especiales hacia la explotación de oportunidades en el ambiente.

La documentación de la cualidad del aprendizaje dirigido ha sido extensiva. Consideremos la rata de laboratorio, tratada a menudo por los psicólogos experimentales del pasado como si fuera una tabla rasa. García y col. (1968) halló que cuando las ratas son enfermadas mediante rayos X al mismo tiempo que consumen píldoras alimenticias (y no se les ocasiona ningún otro estímulo desagradable), subsecuentemente recuerdan el sabor pero no el tamaño de las píldoras. Si son negativamente reforzadas mediante un doloroso choque eléctrico mientras comen (no siendo tratadas con rayos X), recuerdan el tamaño de la píldora asociada al estímulo desagradable pero no el sabor. Estos resultados no son sorprendentes al considerarse en el contexto de la adaptatividad del comportamiento de las ratas. Ya que el sabor es resultado de la composición química del alimento, es ventajoso para la rata asociarlo con los efectos posteriores a la ingestión. García y los que con él trabajaron apuntaron el hecho de que el cerebro está evidentemente estructurado hasta el punto de que tanto los receptores gustativos como los viscerales envían fibras que convergen en el núcleo del fascículo solitario. Otros sistemas sensores no introducen directamente fibras en este núcleo. La tendencia a asociar el tamaño con un dolor inmediato es igualmente plausible. Las señales son visuales y permiten a la rata evitar tales objetos peligrosos como un insecto venenoso o una ortiga antes de que se produzca el contacto.

Los animales muy jóvenes desarrollan un mosaico especialmente amplio de habilidades en el aprendizaje. Los gatos recién nacidos son ciegos, apenas capaces de arrastrarse sobre su estómago y generalmente desvalidos. No obstante, en las diversas facetas que pueden asumir en orden a la sobrevivencia, exhiben una avanzada capacidad para aprender y desenvolverse. Usando señales olfativas, aprenden en menos de un día a arrastrarse a lo largo de cortas distancias hasta el punto en que se encuentra la madre que los amamanta. Con el auxilio de estímulos tanto olfativos como táctiles, memoriza el camino a lo largo del vientre de la madre hasta hallar su pezón predilecto. En pruebas de laboratorio rápidamente aprende a discernir entre un pezón artificial y otro sólo a partir de diferencias moderadas en la textura (Rosenblatt, 1972). Aún hay otros ejemplos de apremios en el aprendizaje proporcionados por Shettleworth (1972).

El proceso del aprendizaje no es un rasgo básico que emerja gradualmente con la evolución de un mayor tamaño cerebral, sino que más bien es un conjunto diverso de adaptaciones peculiares del comportamiento, muchas de las cuales han evolucionado repetida e independientemente en taxones animales distintos y principales. En un intento de clasificar estos fenómenos, los psicólogos comparativos han concebido categorías que van desde lo más simple hasta lo más complejo. De manera coincidente han proporcionado una clasificación de los fenómenos de acuerdo con las cualidades de flexibilidad en el comportamiento, su precisión y su capacidad para registrar cambios más detallados de una forma creciente en el ambiente. Excelentes revisiones de esta rama de la ciencia en rápido desarrollo las proporcionan Hinde (1970), P. P. G. Bateson (1966) e Immelmann (1972).

La ontogenia del canto de los pájaros

Los cantos mediante los que los pájaros advierten de sus territorios y hembras son particularmente favorables para el aprendizaje y para otros aspectos del análisis del desarrollo. Los cantos son típicamente complejos en cuanto a estructura y difieren intensamente a nivel de especie. También existen considerables variaciones entre aves individuales, algunas de ellas sujetas a una fácil modificación mediante manipulaciones de laboratorio. Siguiendo el trabajo pionero de W. H. Thorpe, quien empezó sus estudios a principios de los años cincuenta, los biólogos han investigado cada aspecto del fenómeno, desde sus bases neurológicas y endocrinas hasta su papel en la especiación. Este avance ha sido posible mediante una sola técnica, la espectrografía sónica, mediante la cual los cantos pueden registrarse, separarse en sus componentes y analizarse cuantitativamente. Quizás el resultado más importante haya sido la demostración de la naturaleza programada del aprendizaje en la ontogenia del canto, una relación de marcha en fila compacta que existe entre estímulos particulares, actos determinados del aprendizaje y los cortos períodos sensitivos en que pueden ligarse para producir una comunicación normal. Hinde y sus coautores (Hinde, ed., 1969; Hinde, 1970) así como Marler y Mundinger (1971) han proporcionado revisiones completas al respecto.

Uno de los estudios más aclaratorios ha sido realizado en el chingolo *Zonotrichia leucophrys* de América del Norte (Marler y Tamura, 1964; Konishi, 1965). El canto del macho consiste en un silbido quejumbroso a 3 ó 4 kilohercios, seguido de una serie de gorjeos. Se dan muchas variaciones, particularmente en forma de «dialectos» que distinguen poblaciones geográficas. Bajo circunstancias normales se desarrollan cantos completos cuando las aves tienen 200 ó 250 días, pero Marler y Tamura demostraron que esta capacidad está presente mucho antes. Aves jóvenes capturadas a una edad comprendida entre uno y tres meses en el área donde habían nacido y mantenidas

en aislamiento acústico, emitieron más tarde el canto en el dialecto de su región. Otras retiradas del nido de 3 a 14 días después de nacer y criadas artificialmente en condiciones de aislamiento también desarrollaron un canto, pero éste poseía una semejanza no total con la característica estructural básica simplificada de la especie como un todo, no presentando ninguno de los rasgos distintivos del dialecto regional. Evidentemente pues, el dialecto se aprende de las aves adultas durante la crianza y antes de que los jóvenes, por sí mismos, intenten cualquier forma de canto. Gorriones criados artificialmente cantarán en el dialecto de su región o de otra si grabaciones de cantos procedentes de pájaros silvestres les son ofrecidas a partir de la edad de dos semanas hasta los dos meses. Así pues, el esqueleto específico de la especie en el canto parece completamente innato en el sentido más vago del término, mientras que la cubierta específica de la población es adquirida por tradición. Sin embargo, resulta ser que incluso el esqueleto requiere algunos elementos de aprendizaje, aunque altamente dirigido en carácter y virtualmente inalterable bajo condiciones normales. Konishi halló que cuando los pájaros son tomados del nido y ensordecidos por eliminación de la cóclea, pueden producir sólo series de notas desconectadas cuando intentan cantar. Esto es correcto cuando los pájaros han sido entrenados mediante la exposición al canto de aves adultas. En orden a emitir una llamada normal, incluso la estructura medular de la especie, es esencial para el chingolo oírse a sí mismo a medida que emite los elementos previamente aprendidos. Los acontecimientos primordiales del desarrollo pueden verse en la figura 7-5.

Un estudio muy paralelo fue el realizado sobre el pinzón vulgar *Fringilla coelebs* europeo por Thorpe (1954, 1961), Nottebohm (1967) y Stevenson (1969). Thorpe introdujo la técnica de pasar cantos sintéticos a los pajarillos en sus períodos sensibles para hallar los elementos que podían ser aprendidos y los que no. Encontró que los cantos compuestos por tonos puros no tenían efectos, pero auténticos cantos de pinzones fragmentados y reordenados en diversas formas fueron aprendidos de la forma modificada. Así pues, podía hacerse cantar a las aves al revés o con las notas finales situadas en el medio. Otros detalles del proceso de aprendizaje, incluyendo la necesidad de un auditorio para el ave canora, se vio que eran igualmente esenciales como en el caso de los chingolos.

La infiltración del aprendizaje dentro de la evolución del canto de los pájaros introduce una más estrecha adaptación del repertorio individual al ambiente. Como dijeran Lemon y Herzog (1969), el aprendizaje permite la inmediata satisfacción de las necesidades comunicativas sin recurrir a los tediosos procesos de selección a través de muchas generaciones. Un pájaro alcanza una colocación vocal conveniente con rapidez en un ambiente de sonido complejo. En consecuencia, puede distinguir una pareja potencial de la misma especie entre un confuso amasijo de especies próximas. Donde los dialectos regionales y su reconocimiento están basados en cierto grado en el aprendizaje de los adultos, el ave puede utilizar la familiaridad con los viejos vecinos para eliminar un innecesario comportamiento hostil. En el caso de un canto convergente a dúo, el ave puede comunicarse perfectamente con su pareja y reducir la oportunidad de ser distraído por otro miembro de la especie.

Importancia relativa del aprendizaje

La lenta ascendencia filogenética a partir de un comportamiento altamente programado hasta otro flexible nunca ha estado tan claramente delineada como en la evolución del comportamiento sexual. El centro de control en la cópula de los insectos macho reside en los ganglios abdominales. El papel del centro nervioso es primariamente inhibidor, con la entrada de feromonas sexuales y otras señales que sirven para desinhibir al macho y guiarlo hasta la hembra. La extirpación total del centro en un insecto macho, como podría ser a veces la decapitación, dispara los movimientos copulatorios por el abdomen. Así pues, una mantis macho continúa copulando incluso después de que su pareja caníbal haya devorado su cabeza. Los entomólogos han utilizado el principio de forzar los apareamientos de mariposas y hormigas en el laboratorio. La hembra es anestesiada ligeramente para mantenerla calmada, el macho es decapitado y los extremos abdominales de ambos se mantienen juntos hasta que los rítmicos movimientos de los genitales del macho realizan la cópula. Un control similar sobre la oviposición corre a cargo de los ganglios abdominales de los insectos hembra. Los abdómenes amputados de hembras grávidas de mariposas nocturnas y libélulas pueden expeler sus huevos de una forma que es casi normal.

El comportamiento sexual de los vertebrados difiere del de los insectos en el sentido de estar controlado casi en su totalidad por el cerebro, singularmente por regiones del neocórtex. Además, existe dentro de los vertebrados una correlación entre el tamaño relativo del cerebro —un indicador de la inteligencia general (Rumbaugh, 1970)— y la dependencia del comportamiento sexual masculino en el neocórtex cerebral y la experiencia social. El 20 % del córtex de una rata macho de laboratorio puede ser extirpado sin visible perjuicio para sus funciones sexuales. Cuando la ablación abarca el 50 %, más de la quinta parte de los animales todavía pueden aparearse con normalidad. En los gatos macho, sin embargo, un daño extensivamente bilateral en el córtex frontal provoca grandes anormalidades en el ajuste sensorial-motor. Los animales muestran signos de intensa excitación sexual en presencia de hembras en el momento apropiado del ciclo, pero usualmente son incapaces de efectuar los movimientos corporales precisos para una relación efectiva. Los primates superiores, sobre todo los chimpancés y el hombre, han prolongado y personalizado el comportamiento sexual que es incluso más vulnerable a un deterioro cortical (Beach, 1940, 1964). La importancia de la experiencia social en la práctica sexual también aumenta con el tamaño del cerebro, al mismo tiempo que la efectividad de las hormonas en iniciarla o evitarla decrece.

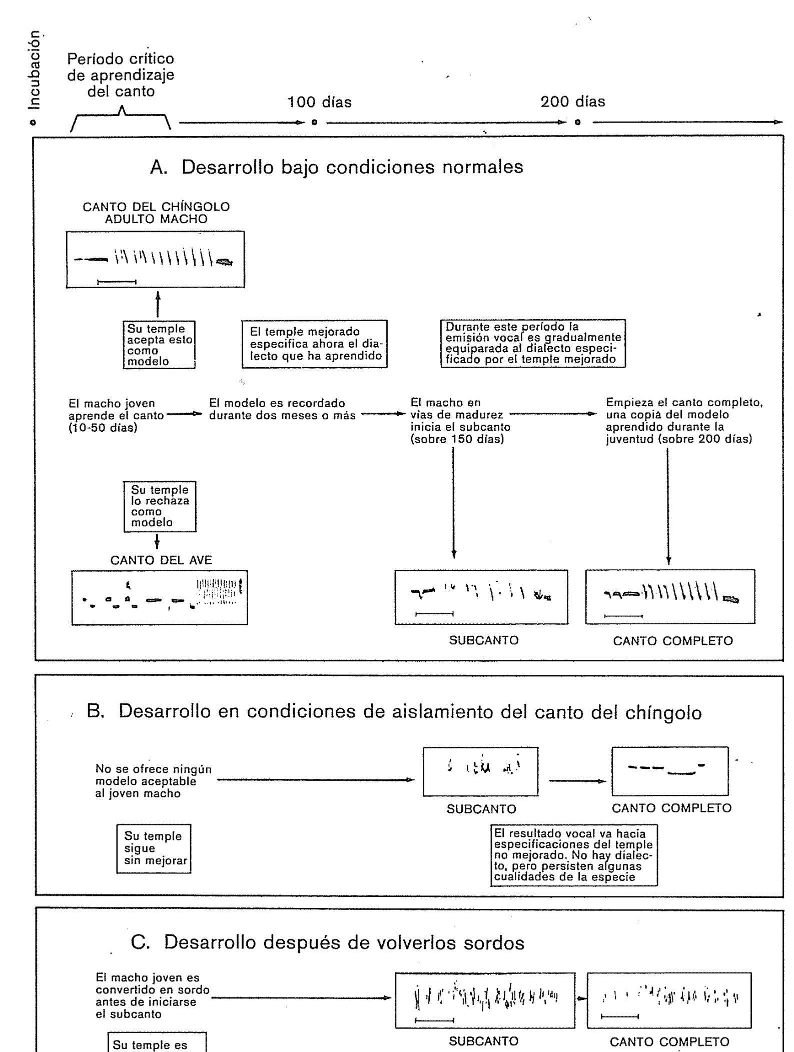


Figura 7-5

Un caso histórico de aprendizaje directo. Los acontecimientos esenciales en el desarrollo del canto en el chingolo son un resumen de los experimentos realizados por Marler, Tamura y Konishi. (Por cortesía de P. R. Marler.)

La cerebralización del comportamiento sexual no es más que una faceta del creciente papel del aprendizaje no dirigido que permite una acomodación incluso mayor del comportamiento a cambios a corto plazo en el ambiente. Cuanto más ajustada sea esta acomodación, más dúctiles serán las formas de conducta empleadas para crearla. Ambas circunstancias dictan un prolongado período de entreno en animales jóvenes. Washburn y Hamburg (1965) han expresado gráficamente los argumentos en relación a los primates:

> Al evaluar la importancia del aprendizaje y de las habilidades en el comportamiento de los primates de libre distribución, debe recordarse que el criterio de éxito es la sobrevivencia en crisis y no necesariamente un mero comportamiento exitoso de un día para otro. A través de un período de meses, la madre sólo necesita tener un fallo para matar a la cría. Cuando las luchas amistosas de los jóvenes de edad más avanzada pasan a ser reales, las habilidades significan la diferencia entre la victoria y una seria lesión. No nos sorprende que los atletas deban practicar constantemente para estar a tope de forma, pero es fácil olvidar que la sobrevivencia de los animales bajo condiciones de crisis puede exigir las mismas condiciones. Haddow (1952) dice haber visto a un grupo de monos *Colobus* comiendo cuando un águila devoradora de monos hizo su presencia alrededor del árbol. Estas águilas vuelan por debajo del nivel de la copa de los árboles y aparecen sin previo aviso. Todos los monos descendieron de las ramas superiores excepto un macho adulto que ascendió hacia el águila. El precipitado descenso de los monos asustados es dramático, pero el punto crucial es que en la breve duración de semejante crisis las crías son retiradas y transportadas hacia abajo, dándose saltos mucho más largos de los utilizados en la locomoción normal. Esta acción necesita las habilidades en más alto grado de la escalada y cualquier error ocasiona lesiones o la muerte. La elevada incidencia de las fracturas sanadas en los monos proporciona una clara evidencia de que la selección para las habilidades es importante (Schultz, 1958), y tales estadísticas están basadas en los animales *sobrevivientes*. Las tasas actuales de lesionados deben ser superiores, en nuestra opinión mucho más pero incluso las fracturas curadas están presentes en un 50 % de los gibones ancianos. Muchas lesiones severas puede que no desemboquen en fracturas, por lo que las lesiones totales deben exceder ampliamente de este porcentaje. Como apuntara Schultz, muchas de las lesiones pueden deberse a las luchas: Sin embargo, nuestro criterio es que pudiera ser que un aprendizaje exitoso a través de una juventud prolongada es la sobrevivencia en la crisis y que tal sobrevivencia depende del aprendizaje y de la habilidad.

El principio no se aplica sólo a los mamíferos. El ostrero *Haematopus ostralegus* es único entre las aves europeas de costa en el sentido de que los jóvenes no pueden sostenerse a sí mismos hasta que están completamente plumados, e incluso más tarde. La explicación parece radicar en los difíciles y especializados hábitos alimentarios de la especie, los cuales se han adquirido a lo largo de prolongados períodos de práctica por parte de las crías. Los padres acompañan a su descendencia a los territorios de nutrición, donde buscan juntos bivalvos pequeños y de duras conchas. Los jóvenes aprenden entonces a abrir los moluscos o bien golpeándolos o también insertando el pico en la posición más adecuada (Norton-Griffiths, 1969).

SOCIALIZACIÓN

La socialización es el total de todas las experiencias sociales que alteran el desarrollo de un individuo. Está compuesta de procesos que acompasan la mayor parte de niveles de las respuestas de los organismos. El término y el conjunto de ideas difusas que la envuelven están originadas en las ciencias sociales (Clausen, 1968; Williams, 1972) y han empezado a penetrar gradualmente en la Biología. En psicología, socialización ordinariamente significa la adquisición de rasgos sociales básicos, en antropología la transmisión de la cultura y en sociología el entrenamiento de las crías y niños para futuras funciones sociales. Margaret Mead (1963), reconociendo los distintos niveles de respuesta organísmica implícita en el fenómeno, sugirió que podría hacerse una distinción entre la auténtica socialización, el desarrollo de aquellas formas de conducta social básicas para cada ser humano, y la culturización, el acto de aprender una cultura en todas sus particularidades y singularidades. Los estudiosos del comportamiento de los vertebrados que utilizan la palabra socialización usualmente tienen en cuenta sólo el proceso de aprendizaje (Poirier, 1972), pero si deben verificarse estudios comparados en todos los grupos de animales, su definición obstaculizará toda la distribución de respuestas socialmente inducidas que se producen dentro del período vital de un individuo. Si se acepta tal proposición, podrán reconocerse las siguientes tres categorías:

1. Socialización morfogenética, por ejemplo determinación de la casta.
2. Aprendizaje del comportamiento característico de la especie.
3. Culturización.

La socialización se ha resistido a los análisis profundos debido a dos dificultades de peso halladas tanto por científicos sociales como por zoólogos. La primera de ellas es el considerable problema técnico de distinción de los elementos y combinaciones que emergen de la madurez, o sea, desplegadas gradualmente por un desarrollo neuromuscular independiente del aprendizaje, y de aquellas moldeadas, al menos en cierta medida, por el aprendizaje. Donde contribuyen ambos procesos, su importancia relativa bajo condiciones naturales es extraordinariamente difícil de estimar. El segundo problema principal es, por supuesto, la complejidad y fragilidad del entorno social en sí mismo.

A pesar de ello, prosiguen ahora las investigaciones experimentales hasta el punto de que están empezando a emerger algunas interesantes generalizaciones. Como se esperaba, la forma de la socialización está muy correlacionada entre especies con el tamaño y complejidad del cerebro y el grado de desarrollo del aprendizaje. Miembros de colonias de invertebrados inferiores e insectos sociales están principalmente socializados por acontecimientos fisiológicos y de comportamiento que determinan su casta durante el temprano desarrollo. Los zooides especializados de celentéreos coloniales y briozoos

pueden ser establecidos únicamente por el cambio morfogenético impuesto por su locación física entre otros zooides. Aunque el desarrollo del «comportamiento social» no haya sido analizado en estos animales, las respuestas visibles son tan elementales y estereotipadas que el aprendizaje no parece que juegue ningún papel. La determinación de casta en insectos sociales se consigue principalmente a través de la influencia fisiológica de los miembros adultos de la colonia sobre el desarrollo del individuo. A menudo, como pasa en algunas especies de hormigas, esto es competencia de la cantidad (y quizás de la calidad) del alimento proporcionado a la larva. En las abejas, la calidad del alimento es primordial, dependiendo de la presencia o no de ciertos elementos no identificados en la jalea real, la cual se proporciona a unas pocas larvas ubicadas en celdas reales. En los termes, sustancias inhibidoras (feromonas) producidas por los reyes y reinas fuerzan el desarrollo de una gran mayoría de ninfas que se convierten en una de las castas estériles de obreras. Sólo en los más primitivos de los insectos sociales juegan un papel primordial las interacciones directas del comportamiento. Entre las avispas del género *Polistes,* la mayoría de hembras que fundan colonias juntas han sido inseminadas y poseen capacidades reproductoras similares, pero sólo un individuo asume un papel dominante, convirtiéndose en la reina ovipositora y forzando a las otras a una labor de servidumbre como la casta de las obreras. El desarrollo ovárico de las subordinadas es reducido, inhibición debida al menos en parte a las grandes cantidades de energía que las avispas deben invertir en la búsqueda de alimento, construcción del nido y cuidado de la descendencia. Las subordinadas también están en desventaja al ser forzadas a entregar parte del botín conseguido a la reina en los viajes de búsqueda de alimento. Existe un esquema similar en los abejorros, donde la reina de cuerpo más largo se arroga en exclusiva el privilegio de poner los huevos. Cuando una reina de avispas o abejorros muere, algunas de las hembras sobrevivientes luchan entre sí hasta que emerge una nueva reina funcional. El status de estas hembras, y por tanto su socialización, probablemente se basa en cierta medida en el aprendizaje. Parecen capaces de reconocerse entre sí como individuos y aparentemente se ven influenciadas en nuevos encuentros durante la lucha por el poder por sus pasadas marcas de victorias o derrotas (Wilson, 1971a).

Una vez que un insecto social ha madurado según una casta determinada, cae de lleno en el complejo repertorio de comportamientos peculiar a aquella forma. Al cabo de diez días de emerger una abeja obrera típica se convierte en un adulto alado a partir de la pupa, enzarzándose expertamente en una amplia variedad de tareas que incluye como mínimo, algunas de las siguientes: pulir y limpiar las celdillas del panal y del área de crianza, construir nuevas celdillas hexagonales con cera y con una precisión de una décima de milímetro o más, atender a la reina, volar por fuera la colmena, madurar néctar hasta que se convierta en miel y almacenarla, alimentar y asear las larvas, abanicar el panal para ayudar a la termorregulación, conducir y seguir los bailes contoneados y regurgitar con otras obreras. A los 30 días, la obrera es vieja, tiene un amplio repertorio detrás de sí y sólo le quedan unos pocos días más de servicio como recolectora.

El papel del aprendizaje en esta breve pero notable carrera nunca ha sido investigado, pero debe estar ampliamente dirigido y estereotipado. Sabemos que las abejas aprenden el olor de los nidos y la ubicación de su colmena y recursos alimentarios. Las tareas pueden memorizarse y ser realizadas en secuencia, incluyendo los complicados esquemas de las visitas a las flores en momentos específicos del día. Obreras aisladas pueden ser entrenadas a desplazarse a través de laberintos relativamente complejos, invirtiendo incluso cinco giros en secuencia, en respuesta a señales como la distancia entre dos manchas, el color de un marcador, y el ángulo de un giro del laberinto. Después de asociar un color dado una vez con una recompensa de una solución 2 molar de sacarosa, son capaces de recordar el color durante al menos dos semanas. La localización de una fuente nutritiva en el campo puede ser recordada por un período comprendido entre los seis y los ocho días; en una ocasión, se observaron abejas localizando un sitio al cabo de dos meses de confinamiento invernal (Lindauer, 1961; Menzel, 1968). No obstante, estos hechos se hacen menos impresionantes al darnos cuenta de lo amplia e inmediatamente funcionales que son en realidad. Al igual que el más suave de los cantos dialectales de los pinzones, el aprendizaje de las abejas representa una menor variación que cubre las formas básicas de conducta que se hayan desarrollado independientemente de la experiencia, o incluso que se hayan aprendido por canales estrictos durante breves períodos sensitivos (Lindauer, 1970). La abeja aprende rápidamente la situación de un punto lejano, por ejemplo. Pero el baile contoneado mediante el que expresa esta información es más complejo y está más rígidamente programado. ¿Pueden las componentes aprendidas y la retroalimentación autosensorial penetrar en el temprano desarrollo de la habilidad de las abejas para bailar? Aunque se estén realizando experimentos similares a los de Konishi y Nottebohm sobre las bases neurosensoriales del desarrollo del canto de los pájaros, todavía no podemos conocer la respuesta.

La socialización ha sido estudiada mucho más intensivamente en los primates que en cualquier otra clase de animales. Esta circunstancia tiene dos razones: la afinidad filogenética de los monos del Viejo Mundo con el hombre, más el hecho de que la socialización por aprendizaje parece ser más profunda y elaborada en estos animales. Antes de describir el proceso como se entiende actualmente, creo que sería útil describir las técnicas de experimentación de una forma que intentara reflejar la filosofía de los biólogos que lo han dirigido. Su acceso puede entenderse con mayor rapidez si esbozamos una analogía entre socialización y biología de las vitaminas. En la evolución de una especie determinada, un componente nutritivo se convierte en vitamina cuando es tan fácilmente asequible en la dieta normal que los miembros de la especie ya no necesitan sintetizarlo a partir de componentes simples.

En obediencia al principio de conservación metabólica, la especie entonces tiende a eliminar los pasos bioquímicos necesarios para la síntesis de la sustancia, permitiendo que la energía y la proteína enzimática se desvíen hacia funciones más urgentes. En este punto la molécula se hace «esencial», es decir, una vitamina, en el sentido de que debe ser incluida en la dieta para que el organismo funcione bien. La vitamina D, reguladora de la absorción del calcio en el intestino influenciando la permeabilidad de la membrana o transporte activo, es un esterol producido a partir de otros por irradiación con luz ultravioleta. El cuerpo humano la obtiene con facilidad, ya sea con la dieta o por transformación de los esteroles en ella contenidos. La existencia de tales vitaminas puede ser descubierta mediante la eliminación sistemática de componentes sospechosos de una dieta sintética completamente definida. Su papel puede dilucidarse con un cuidadoso estudio de la fisiología en animales privados de vitaminas. Importantes efectos adicionales, unas veces beneficiosos y otras perjudiciales, pueden ser inducidos enriqueciendo la dieta con cantidades anormalmente elevadas.

A través de una forma análoga de decaimiento evolutivo, los elementos de conducta involucrados en la socialización se convierten progresivamente dependientes de la experiencia para un desarrollo normal. Estos elementos son identificados más fácilmente anotando su disminución o desaparición cuando varias formas de experiencia social normal son suspendidas. Este es el método de *privación ambiental*. En ocasiones pueden descubrirse elementos idénticos o adicionales, caracterizándolos en parte por el aumento en la cantidad de estímulos que están por encima del nivel normal de laboratorio y observando modificaciones en dirección opuesta. Este es el método de *enriquecimiento ambiental*.

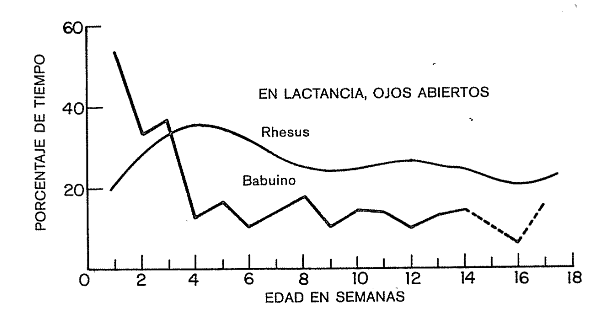
Estudios de la socialización en primates, particularmente en macacos rhesus como especie más favorable, han incidido pesadamente en la técnica de privación ambiental. Los resultados de estos estudios pueden comprenderse mejor si ordenamos los experimentos de acuerdo con la cantidad de privación impuesta, y por tanto el número y grado de perturbaciones que pueden provocar. La siguiente lista de experiencias va de las más a las menos drásticas.

Grados descendientes de privación social

1. El joven mono es criado por una madre artificial de trapo y no por su madre natural, negándosele otros semejantes y todos los otros modelos sociales hasta alcanzar la madurez (Harlow y Zimmerman, 1959; Harlow, 1959; Harlow y col., 1966).
2. El joven mono es mantenido con su madre natural durante parte o todo el tiempo que dure su desarrollo, pero no se le permiten contactos con otros monos hasta alcanzar la madurez (Mason, 1960, 1965; Hinde y Spencer-Booth, 1969).
3. El joven animal es separado de su madre pero se le permite asociar con otros monos de la misma edad (Sackett, 1970).
4. El joven animal es criado por su madre natural en medio de la tropa, pero es temporalmente separado como una cría durante cortos períodos de tiempo (Spencer-Booth y Hinde, 1967, 1971; I. C. Kaufman y Rosenblum, 1967).
5. El joven animal es criado con un grupo social normal pero en un restringido ambiente de laboratorio, en contraposición con hábitats naturales o seminaturales (Mason, 1965).
6. El joven animal es criado con su madre natural en un ambiente social lo más normal y completo que sea posible. El programa de desarrollo proporciona un control para los experimentos de privación. Pero aparecen diferencias entre individuos de forma inevitable, atribuibles a la variación de la heredabilidad, rango social de la madre, enfermedades y otros eventos durante el desarrollo, así como a otras circunstancias incontroladas. Mediante cuidadosos estudios clínicos de las trayectorias individuales, puede obtenerse mucha más información acerca de la importancia relativa e interacción de los factores, aun cuando el sistema sea demasiado complejo como para permitir una evaluación cuantitativa tal como estimación de parámetros en análisis de regresión múltiple. (N. R. Chalmers, Irven DeVore, R. A. Hinde, Jane B. Lancaster, Jane van Lawick-Goodall, G. D. Mitchell, F. E. Poirier, Timothy W. Ransom, Thelma E. Rowell y otros: excelentes revisiones son las proporcionadas por Alison Jolly, 1972a; Poirier y col., 1972 y Rowell, 1972).

La historia de la socialización en los monos revelada por estos estudios es de liberación gradual del animal joven desde el regazo de su madre hasta el progresivamente arriesgado medio social de la tropa circundante. Día a día, semana tras semana, la cría reduce la cantidad de tiempo invertida en dormir o en estar mamando, mientras que alarga la duración de sus tentativas exploratorias lejos de ella y aumenta el número de contactos con otros miembros de la tropa. La cantidad de tiempo invertido en cada actividad varía linealmente o de forma logarítmica con la edad, y el origen y pendiente de estas proporciones representadas en una función de edades difieren marcadamente entre especies (figuras 7-6 y 7-7).

Poirier (1972b), aceptando la naturaleza continua del desarrollo social, ha sugerido que podría estar convenientemente dividido en cuatro períodos definidos de forma arbitraria. En el primero, el *período neonatal*, el animal es una cría desvalida limitada a la ingestión de leche y a formas de locomoción que la mantienen unida al cuerpo materno. El contacto con la madre es continuo y estrecho. En el *período de transición* los movimientos infantiles son suplementados por el adulto locomotor y modelos de alimentación. El animal aún



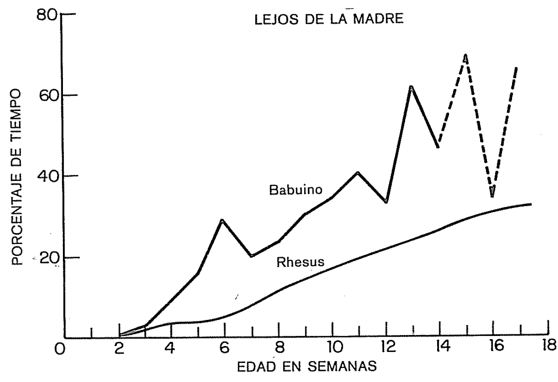


Figura 7-6

El desarrollo social temprano en el macaco rhesus (Macaca mulatta) *y el babuino verde* (Papio anubis) *se mide por las curvas de tiempo de dos de las actividades clave de las crías. Los valores expuestos son el porcentaje de intervalos de medio minuto de tiempo de observación invertidos respectivamente por seis rhesus y cuatro crías de babuinos. (Modificación de Rowell, Din y Omar, 1968.)*

está estrechamente asociado a la madre pero la abandona por espacios de tiempo progresivamente más largos para jugar y alimentarse por sí mismo. Para la mayoría de especies de primates el período de transición dura varios meses, finalizando cuando la compañía materna ya no se precisa con frecuencia. El mono pasa ahora al *período de socialización con semejantes,* cuando la mayor parte de los contactos se producen con los miembros del grupo y no con la madre. Los semejantes más frecuentemente buscados son la descendencia anterior de la madre, hembras más viejas y otros jóvenes de más o menos la misma edad. Los acontecimientos clave de este período son la terminación del período de lactancia y una desaparición gradual en las formas infantiles de conducta. Finalmente, el animal entra en el *período juvenil-subadulto,* durante el cual desaparecen las formas infantiles por completo y las adultas, incluyendo la conducta sexual, son practicadas por primera vez. Las hembras alcanzan un status adulto pleno antes que los machos, y ambos sexos maduran con más rapidez en las especies de vida corta que en las de larga.

El amplio nexo de relaciones que caracteriza los últimos períodos de la socialización ha sido analizado por van Lawick-Goodall (1968), Burton (1972), Rowell (1972) y Hinde (1974). Sólo han sido estudiadas unas pocas especies con el suficiente detalle durante períodos lo bastante largos como para poder extraer conclusiones firmes. Se incluyen los babuinos anubis, los macacos (berberiscos, de copete, japoneses, rhesus, y de cola cerduna), *Cercopithecus aethiops* y chimpancés. El primer contacto del recién nacido con su madre se establece normalmente a través de los pezones. Aun cuando sean excepcionalmente restrictivas, las madres temerosas permiten que se acer-

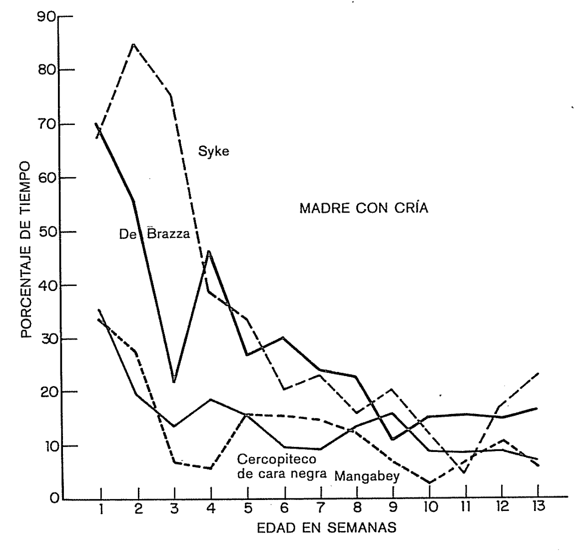


Figura 7-7

Las curvas de tiempo de cuatro especies relacionadas de monos africanos muestran la marcada variación que existe en un aspecto del desarrollo social. Las especies son el mono de Syke (Cercopithecus mitis), *el de DeBrazza* (C. neglectus), *el cercopiteco de cara negra* Cercopithecus aethiops *y el mangabey de mejillas grises* (Cercocebus albigena). *(Tomada de Chalmers, 1972.)*

quen a sus crías otras crías mayores, hermanas, mientras que las medias hermanas son las más favorecidas de todas. En el babuino verde, sólo las hembras jóvenes están interesadas en las crías, mientras que los machos jóvenes y subadultos se restringen por sí mismos a otros machos jóvenes en estas clases de edad. Las relaciones entre hermanos duran a menudo hasta la edad adulta y forman la base principal del aseo entre los miembros de una asociación. Cuando los machos de rhesus migran hacia nuevas tropas, a veces penetran en estas sociedades huéspedes uniendo sus fuerzas con los hermanos que los han precedido.

Los babuinos y macacos jóvenes empiezan a interactuar con sus semejantes cuando tienen alrededor de seis semanas. Vagan alejados de sus madres durantes largos intervalos e invierten la mayor parte de su vigilia jugando con otras crías y jóvenes. Tanto los hermanos como los que no lo son están ahora incluidos en el amplio círculo de las relaciones. Virtualmente todas las componentes de los comportamientos sexual y agresivo hacen su primera aparición y son entonces reforzadas y perfeccionadas por medio de la práctica frecuente. Inicialmente, las formas de conducta son casi siempre expresadas en el contexto del juego y como tales, consisten en fragmentos no funcionales e impropiamente conectados. Más tarde, durante el período juvenil-subadulto, estos fragmentos son reunidos hasta formar los repertorios completos de los comportamientos sexual y seriamente agresivo. La elección de los compañeros de juegos y las relaciones mantenidas con ellos durante el juego persisten a menudo hasta la edad adulta, siendo por tanto cruciales para el status social futuro del individuo. Tal y como apuntara Rowell, las tensas y formales relaciones entre los machos adultos de las tropas de macacos no se originan simplemente por una interacción aleatoria en la pubertad. Se desarrollan gradualmente a partir de las relaciones existentes entre machos jóvenes que, en primera medida parecen relajadas y por mero juego.

La naturaleza de los contactos entre jóvenes y adultos que no sean la madre varía espectacularmente entre las especies de primates, a veces de una forma que tiene en apariencia bases adaptativas. Las «tías» son hembras adultas y jóvenes, no necesariamente parientes próximas de las crías, llevan a éstas, las transportan, las cuidan e inspeccionan sus genitales. En ciertas especies, como los monos de Syke y *Cercopithecus aethiops*, la relación es casual y está aparentemente limitada a los hermanos más viejos. En babuinos y rhesus, el papel de las tías es mucho más acusado. A menudo afecta en gran medida al comportamiento de la madre y de la cría, y casi con toda certeza influencia el desarrollo psicológico del joven animal. Las crías distinguen a las tías de sus verdaderas madres al cabo de pocos días de nacer. Están menos atraídas por las primeras y los individuos más viejos tratan de escapar tan pronto como pierden de vista a sus madres. De ordinario solicitan la atención de las tías sólo si ven imposibilitado el acceso a la madre. Así pues, son las hembras adultas las que asumen el papel de tías antes que otras cualesquiera. El beneficio que reciben no está inmediatamente clarificado; podría consistir en el establecimiento de una alianza útil con la madre para conseguir un status más conveniente o la práctica obtenida en cuanto a comportamiento maternal, o incluso ambas cosas (véase el capítulo 16).

La mayoría de machos adultos de algunas especies, como los monos patas, de Syke y rhesus, ignoran a las crías casi por completo. En el extremo opuesto, los macacos berberiscos machos, que pertenecen al mismo género que los rhesus, transportan a los jóvenes de forma extensiva, utilizándolos como un medio para apaciguar a los machos rivales. Las relaciones entre los papiones hamadrías macho y las hembras jóvenes son fundamentales para la peculiar organización social de la especie. Los machos jóvenes subadultos y los adultos se unen a las hembras mientras que éstas son todavía crías y jóvenes. A medida que éstas maduran buscan la protección del macho y forman el núcleo de su harén.

Cuanto más joven es el animal, más traumáticos son los efectos de un tipo determinado de privación social. En esta línea, el aislamiento por un período de seis meses dañará irreparablemente la capacidad social de una cría, pero signicará sólo un perjucio menor y temporal para un macho que haya alcanzado la madurez. Además, cuanto mayor sea la privación, más profundos y duraderos serán los resultados. La privación total es casi completamente mutiladora del desarrollo infantil; puede ser mitigada en parte mediante el acceso de la cría a sus semejantes durante intervalos cortos pero frecuentes. Siempre y cuando el animal viva en un grupo social normalmente constituido, un mono criado en un restringido ambiente de laboratorio difiere de uno salvaje sólo de forma cuantitativa, como el tiempo requerido para conseguir un comportamiento sexual normal. Ambos principios han sido bien documentados a partir de los resultados de muchos experimentos de privación realizados con macacos rhesus. Los resultados están brevemente resumidos en la figura 7-8.

El trauma que representa una privación extrema fue explícitamente dilucidado en los famosos experimentos de Harry F. Harlow sobre el «amor maternal» y otros aspectos de la socialización en el macaco rhesus. Las crías fueron apartadas de sus madres, dándoseles dos alternativas, un muñeco hecho de alambre y otro de trapo. Los jóvenes animales prefirieron el segundo, al que estrechaban y acariciaban durante muchos ratos. La suavidad del material demostró ser crucial; los modelos fueron aceptados incluso cuando se les añadieron unos ojos hechos de faros de bicicleta y extraños rostros que les daban una apariencia más próxima a muñecos o gárgolas que a auténticos monos. Los jóvenes macacos rhesus crecían con vigor cuando se les proporcionaba leche en biberones normales atados delante del señuelo. De hecho, en un principio parecía que se había encontrado un sustituto inmejorable de las madres auténticas. Los modelos de trapo, jamás reprochados ni movidos, constituían una fuente de alimento absolutamente digna de confianza. Pero a medida que los monos crecían y se les permitió reunirse con otros, su comportamiento social

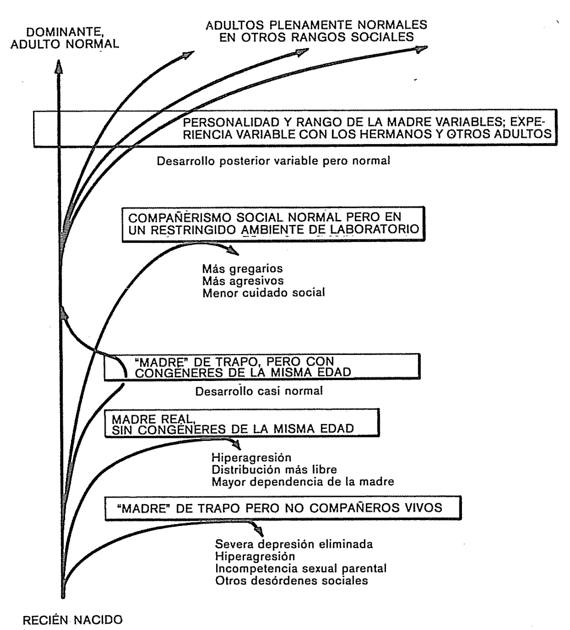


Figura 7-8
Efectos de la privación social sobre el comportamiento del macaco rhesus.

se reveló anormal hasta tal punto que desviaciones comparables en las sociedades humanas serían calificadas de psicóticas. En unas ocasiones resultaron ser hiperagresivos y en otras, autísticos; en el último estadio se sentaban apartados de los demás al tiempo que se balanceaban hacia adelante y atrás silenciosamente. También gritaban mucho y se chupaban los dedos de pies y manos. Según Harlow y W. A. Mason demostraron más tarde, los machos también crecían sumidos en la incompetencia sexual. Intentaron copular con hembras en un momento adecuado del ciclo pero fueron incapaces de adoptar la posición correcta, en unas ocasiones montando a la hembra por el costado y en otras intentándolo de espaldas y por encima de la cola. Las hembras demostraron ser igualmente anormales. Rehusaron ser cubiertas en el momento apropiado. Al ser forzadas por machos experimentados, dieron a luz pero maltrataron a las crías de mala manera, pisoteándolas e impidiéndoles mamar. Algunas de las crías consiguieron sobrevivir por persistencia e ingenuidad, pero otras debieron ser separadas de las madres para salvarles la vida. El grado de anormalidad aumentaba con la duración de la privación. El aislamiento durante tres meses desembocaba en depresión, pero los monos se recobraban sin desviaciones marcadas. El aislamiento mantenido durante seis meses provocaba un daño permanente y extensivo, mientras que uno de un año causaba un deterioro virtualmente total.

Aun cuando años de esfuerzo humano hayan fructificado en estudios sobre la socialización del macaco rhesus, el proceso se comprende sólo hasta un grado limitado y la interacción de factores no ha sido analizada satisfactoriamente. Sabemos que los congéneres pueden sustituir a las madres para producir un desarrollo parcialmente normal de las crías de rhesus y al revés, pero los datos sólo proporcionan una idea pobre de las formas en que estos dos factores sociales se influencian entre sí en una sociedad normalmente constituida. Las crías privadas de semejantes eligen más a sus madres para jugar en las últimas etapas de la socialización. Pero éstas no son sustitutos totalmente adecuados. Su función primaria se ve afectada ya que ellas tienden a rechazar los avances de su descendencia con frecuencia mayor (Hinde y Spencer-Booth, 1969). De forma simétrica, los semejantes pueden sustituir a las madres, pero presentan obvias faltas de adecuación y sus comportamientos como congéneres son modificados por las superiores demandas de un compañero exento de madre. Los estímulos cruciales para conseguir una socialización a diversos estadios también son problemáticos. Harlow halló que la visión de otros monos no basta para evitar los efectos del aislamiento total, concluyendo que el contacto físico y los procesos sensoriomotores involucrados en el juego con otros compañeros vivos son esenciales. Meier (1965), sin embargo, obtuvo unos resultados que indican que el contacto visual *es* adecuado. Puede que las condiciones de los dos grupos experimentales divergieran en algún punto desconocido. Las complejidades procedentes de la interacción de factores serán resueltas en última instancia mediante un diseño experimental suficiente y un análisis de la varianza. Pero el camino hacia una completa comprensión de estos animales socialmente avanzados será largo. Aquellos que estén interesados, ya conocen el qué de la circunstancia. Al cabo de 2935 horas de observación en Tanzania y Uganda y de seis años de búsqueda en laboratorio con babuinos verdes, Ransom y Rowell (1972) han resumido el estado de la cuestión en los estudios con primates de la forma siguiente: «La tarea de descubrir los factores y las intrincadas combinaciones que dirigen la forma y el desarrollo del comportamiento social han empezado por diversos estudios de campo y laboratorio en primates, incluidos los de los babuinos ya mencionados, pero uno de los principales resultados ha sido resaltar la importancia de que una gran cantidad de observaciones a más largo plazo, manipulaciones experimentales y análisis del comportamiento de los primates y estructura social del grupo tanto en situaciones de campo como de cautividad, serán necesarias».

Estudios más o menos comparables han sido llevados a cabo en unas pocas especies de vertebrados, primordialmente aves domésticas (Guhl, 1958; Guiton, 1959; Bateson, 1966; McBride

y col., 1969); roedores, sobre todo ratones (Williams y Scott, 1953; Noirot, 1972), ratas (Beach, 1964; Morrison y Hill, 1967) y ardillas (Horwich, 1972); perros (Scott y Fuller, 1965) y lobos (Woolpy, 1968a, b; Woolpy y Ginsburg, 1967; Fox, 1971; Bekoff, 1972). Habrá una ampliación de los procesos de socialización en posteriores discusiones del comportamiento sexual (capítulo 15) y del cuidado parental (capítulo 16).

JUEGO

El juego, y virtualmente todos los biólogos están de acuerdo en ello, desempeña un importante papel en la socialización de los mamíferos. Además, cuanto más social e inteligente es la especie, más elaborado es el juego. Estas dos proposiciones clave, una vez establecidas, deben conducirnos a formular la siguiente pregunta: ¿Qué es el juego? Ningún concepto de comportamiento ha resultado ser más desgraciadamente definido, elusivo, controvertido e incluso, pasado de moda. A partir de nuestra experiencia personal en gran medida, sabemos intuitivamente que el juego es un conjunto de actividades placenteras, con frecuencia pero no siempre de naturaleza social, que imita las actividades serias de la vida sin consumar fines serios. Vince Lombardi, el gran entrenador de los Green Bay Packers, fue tachado una vez por un crítico de fútbol de enseñar a los hombres a jugar como lo hacen los niños. Eso no es correcto. Los seres humanos, de hecho, son tan aficionados al juego que lo profesionalizan, permitiendo que unos pocos lo conviertan en un serio negocio para enriquecerse.

La cuestión ahora es hasta qué punto el juego de los animales también es un negocio serio. En otros términos, ¿cómo podríamos definirlo biológicamente? Robert M. Fagen (1974) ha resaltado el hecho de que la mayor parte de la confusión acerca del juego arranca de la existencia de dos orientaciones completamente distintas en los escritos generales al respecto. Por un lado están los *estructuralistas,* interesados sólo en la forma, apariencia y fisiología del juego. Estos, como Fraser Darling (1937), Caroline Loizos (1966, 1967) y Corinne Hutt (1966), definen el juego como una actividad que sea exageradamente discrepante, de diversión, orientada, marcada por modelos motores originales o combinaciones de ellos, y que parece no tener para el observador una función inmediata. Los *funcionalistas,* por otra parte, definen el juego como cualquier comportamiento que involucre pruebas, manipulación, experimentación, aprendizaje y control del propio cuerpo así como del comportamiento de los otros, y que también, esencialmente, sirva a la función de desarrollar y perfeccionar las futuras respuestas adaptativas al entorno físico y social. Para los funcionalistas, las guerras de Inglaterra fueron realmente ganadas en los campos de juego de Eton.

El concepto funcionalista se debe a Karl Groos, quien en *The play of animals* (El juego de los animales) (1898) arguyó que aunque el juego no acarree riesgos o responsabilidades inmediatas, sirve para preparar al individuo con vistas a las serias tareas de la vida adulta. Konrad Lorenz (1950, 1956) adoptó un punto de vista similar y añadió la hipótesis de un juego «conducido» que impele a los animales a aprender por adelantado y cuyos actos instintivos sean apropiados en una situación determinada. En un más reciente y sofisticado refinamiento de la idea, Peter Klopfer (1970) postuló que el juego consiste en «tentativas exploratorias por las cuales los organismos 'prueban' distintos modelos propioceptivos para la bondad de su adaptación». El aprendizaje progresa de una forma directa, más o menos programada, hasta que adecuadas combinaciones de estímulos y respuestas son alcanzadas. Klopfer cree que esencialmente la misma función es perseguida en el juego humano. Según él, el pensamiento creativo y la abstracción son formas de juego, la estética es el placer resultante de una actividad biológicamente apropiada y la preferencia estética es una elección de objetos o actividades que induce una correcta entrada neuronal preprogramada o estados emocionales, independientemente de refuerzos premeditados.

Según que la hipótesis funcionalista sea incorporada o no en la definición, el juego puede distinguirse con provecho de la pura *exploración.* Explorar es aprender algo sobre un nuevo objeto o una parte extraña del ambiente. Jugar es mover el cuerpo y manipular porciones de un objeto conocido o de un ambiente de formas nuevas. Según dice Hutt, el acierto de la exploración es llegar a conocer las propiedades del nuevo objeto, y las respuestas particulares de la investigación están determinadas por sus propiedades. El juego verdadero se da únicamente dentro de un ambiente dado, siendo en gran medida manipulativo. Al pasar de la exploración al juego, el animal o niño trasladan su interés de «¿qué es lo que hace este objeto?» a «¿qué puedo *yo* hacer con este objeto?». El juego también puede ser separado de un simple problema de resolución, especialmente cuando el segundo presenta un acierto simplemente funcional y no está vinculado con el placentero aprendizaje de reglas y variaciones. Jerome Bruner (1968) ha intentado captar esta distinción en el siguiente epigrama: el juego significa alterar el acierto para ceñirse a los medios que estén al alcance, mientras que la resolución del problema significa alterar los medios para hallar los requerimientos de un acierto fijo.

Robert Fagen (comunicación personal) ha perseguido la interpretación funcionalista mediante una modificación del modelo de historia de la vida de Gadgil-Bossert. En esta formulación, el juego comúnmente acarrea un costo inmediato de aptitud debido a funciones tales como el gasto inútil de energía, la vulnerabilidad creciente a los depredadores a la expectativa, el riesgo de episodios peligrosos con los adultos, etc. Pero la aptitud en las etapas postreras de la vida se ve mejorado por la experiencia y el status superior que confiere el juego. Para ser más exactos, la proposición dice que los valores de $l_y m_y$ disminuyen a la edad $y = x$, cuando tiene lugar el juego, pero como resultado, son aumentados en alguna edad más allá de x. El programa del juego, o sea, las intensidades de juego programadas en cada edad y, evolucionará de forma que la suma

de $l_y m_y$ ganadas exceda la suma de pérdidas a través de todas las edades *y*, o sea, a través de la duración potencial de vida. Insertando experimentales valores a priori de pérdidas y ganancias en un modelo numérico, Fagen probó que el juego puede ser eliminado por completo del repertorio del comportamiento por selección natural. Los constreñimientos adicionales de su evolución son los siguientes. La cantidad de juego puede decrecer monótonamente a partir del nacimiento, llegar a un máximo unimodal en alguna edad posterior, o incluso uno bimodal en dos edades más tardías. Pero si el juego existe, está presente ya en la edad 0. En términos más realistas podemos traducir este último resultado viendo que los animales pertenecientes a una especie juguetona puede esperarse que empiecen a jugar tan pronto como hayan desarrollado movimientos coordinados de sus cuerpos y extremidades. También, y bajo una amplia gama de condiciones, el juego será lo más prominente a una edad relativamente temprana.

El juego parece hallarse estrictamente limitado a los vertebrados superiores. No hay documentación de ningún caso en insectos sociales (Wilson, 1971a) y el fenómeno debe ser muy escaso o totalmente inexistente en los restantes invertebrados. Que yo sepa, no hay información relativa a esto en los vertebrados de sangre fría, incluyendo peces, anfibios y reptiles. La única excepción dudosa es la del varano de Komodo *Varanus komodoensis*, el mayor lagarto del mundo. Craven Hill notificó en 1946 que un gran individuo del Zoológico de Londres «jugaba» repetidamente con una pala empujándola ruidosamente por encima de la pedregosa superficie de su confinamiento. Este comportamiento podría interpretarse también como una redirección de los movimientos de búsqueda de alimentos, en que leños u otros objetos son empujados para descubrir posibles presas. En base a la anécdota de Hill no puede decirse que el juego haya sido demostrado de forma concluyente en los reptiles. Este comportamiento ha sido inequívocamente reportado en unas pocas especies de aves, y parece hallarse específicamente bien desarrollado en cornejas, cuervos, grajillas y otros miembros de la familia de los Córvidos, que se distinguen por su inteligencia relativamente elevada y su falta de especialización en el comportamiento. Los cuervos criados artificialmente *(Corvus corax)* muestran diversos modelos que los estructuralistas clasificarían como juego, incluyendo los episodios repetidos de colgarse de cuerdas horizontales por una pata, adoptando acrobáticas posturas con la cabeza y la otra pata (Gwinner, 1966). El juego, dirigido tanto a otros compañeros como a objetos inanimados, se produce virtualmente en todos los mamíferos; se ha descrito en murciélagos frugívoros (Neuweiler, 1969); tejones australianos, unos grandes marsupiales que habitan en madrigueras (Wünschmann, 1966); ardillas del género *Spermophilus* (Steiner, 1971) y ardillas arborícolas del género *Sciurus* (Horwich, 1972); alces (Darling, 1937; Müller-Schwarze, 1968); antílopes de muchas especies (Walther, 1964); cerdos y otros Suidos (Frädrich, 1965); cabras (Chepko, 1971); rinocerontes indios (Inhelder, 1955); mofetas europeas (Poole, 1966); mangostas (Ewer, 1963, 1968); tejones europeos (Eibl-Eibesfeldt, 1950); leones marinos (Farentinos, 1971); hienas (Hugo y Jane van Lawick-Goodall, 1971); leones (Schaller, 1972); lobos y otros cánidos (Mech, 1970; Bekoff, 1972); lémures (Jolly, 1966) y otros, generalmente primates superiores (Jane van Lawick-Goodall, 1968a; Fady, 1969).

Como sugiere la distribución filogenética que acabamos de dar, el juego está asociado a un cerebro grande y complejo, a un comportamiento generalizado y, muy especialmente, a un extenso papel para aprender en el desarrollo del comportamiento. Las actividades distractivas de un gatito, animal no muy arriba de la escala, son directas. Buena parte de ellas consisten en acometidas fingidamente agresivas y en juegos a tontas y a locas con la madre y otros cachorros, que ya contienen con claridad las agresiones territoriales y de dominación de la vida adulta. Los modelos más prolongados y elaborados, los que hacen a los gatitos tan fascinantes de observar, son los presagios de las tres maniobras básicas de caza del animal adulto. Cuando el gatito observa el extremo de una cuerda, se desliza por el suelo con la cola ligeramente crispada, y se abalanza súbitamente sobre la presa para abatirla con sus garras. Estos son los movimientos exactos con que un gato adulto atrapa a un ratón o a algún otro pequeño animal que vaya por el suelo. Cuando la cuerda se supende en el aire, y a veces incluso una mota de polvo hecha visible por un rayo de sol, el gatito le da caza de la misma forma que un animal adulto lo hace con un pájaro que emprenda el vuelo. Saltando hacia adelante, extiende sus garras y las une para alcanzar el objeto en el aire. Los gatitos también saltan sobre los objetos y los empujan hacia adelante y a un lado con un movimiento de sus garras. Esto es muy posiblemente una reminiscencia de la técnica utilizada más tarde para capturar peces pequeños.

El juego en la ardilla gris *(Sciurus carolinensis)* también es estereotipado y está relacionado con futuras funciones (Horwich, 1972). Poco después de que las jóvenes ardillas sean capaces de correr de una forma mínimamente coordinada, empiezan a realizar incursiones solas, deslizándose con rapidez a lo largo de las ramas o por el suelo mientras realizan giros en ángulo recto y dan media vuelta. Los machos jóvenes montan a sus hermanas con precoces movimientos sexuales. Estas responden elevando las nalgas y poniendo la cola hacia dentro o sobre el lomo. Podrían darse juegos agresivos en la ardilla gris, pero son difíciles de distinguir de una auténtica agresión, debido a que ya a temprana edad los jóvenes empiezan a disputarse el alimento o a establecer relaciones de dominación.

El juego en el ciervo común europeo es sorprendentemente sofisticado. Aun cuando algunos movimientos de los cuartos traseros presenten connotación sexual, la mayor parte del juego en ambos sexos se dedica a carreras solitarias, seguimientos y simulacros de agresión. Darling (1937) describió un juego que denominó Rey del Castillo del siguiente modo:

Se utiliza a una colina como objetivo y cada miembro del grupo de cervatillos intenta alcanzar y ocupar la cima. La rivalidad es ciertamente

fuerte en este tipo de juego, pero no parece existir simulacro de combate en los movimientos de ascensión a la cima y expulsión del poseedor de la misma... Ninguna forma del juego se prolongó por más de cinco minutos, y los simulacros de pelea fueron poco más que momentáneos. El juego empezaría con un cervatillo que escala la cima y que ocasionalmente se levanta sobre sus cuartos traseros. Esto podría parecer una invitación para otros, que dejarían a sus madres y correrían hacia la cima. Dicha cima conservaba la impresión de gran cantidad de pequeñas pisadas, resultando obvio que constituía una zona de esparcimiento tradicional. Cuando digo «tradicional» admito que la asociación de la colina con una forma previa de pasar el rato influencia sus comportamientos hacia una repetición de la experiencia cuando pasan cerca del lugar de nuevo. Pero yo he visto cervatillos recorrer distancias relativamente largas para ir a jugar a su colina predilecta, como si su juego estuviera premeditado.

Otros juegos de los ciervos comunes son los simulacros de combate, las carreras y una forma de tócame tú en el que los individuos se persiguen entre sí con una rápida alternación.

Como puede suponerse, la especie animal que se dedica a las más elaboradas y numerosas formas de juego es el chimpancé, el más inteligente de los antropoides y el pariente más próximo del hombre (van Lawick-Goodall, 1968a). Las sesiones se inician con una u otra de las dos señales especiales de invitación: la andadura de juego, durante la que el chimpancé arquea la espalda, empuja su cabeza ligeramente abajo y atrás entre sus hombros y anda con pasos cortos y pomposos; y el rostro de juego, una expresión distintiva caracterizada por la apertura de la boca de forma que no es ni agresiva ni temerosa, mostrando total o parcialmente la dentadura. Además de las convencionales formas de persecución, montura y los juegos de derribo áspero, los jóvenes chimpancés improvisan una extraordinaria variedad de juegos.

Durante una persecución uno o más de los participantes quiebra y transporta (en una mano, en la boca, en la ingle o entre hombro y cuello) una rama con hojas, un racimo de frutos o algo similar. En ocasiones, el animal persecutor efectúa repetidos intentos para arrebatar tales «juguetes» al otro. Una cría estaba describiendo círculos alrededor de una mancha de vegetación después de que su hermano ya maduro permaneciera intentando atrapar el extremo de una palma que éste último estaba arrastrando tras de sí: cada vez que el crío hacía un intento, el macho más viejo, observando por encima del hombro a sus espaldas, ponía la palma fuera del alcance del crío. Uno de los juguetes lo constituyó un fruto redondo de dura cáscara y los hermanos intentaban arrebatárselo de uno a otro. (Jane van Lawick-Goodall, 1968a)

La lucha con los dedos y las cosquillas resultaron ser las formas más comunes de juego entre los adultos. Cuando los machos y hembras ya mayores jugaban con las crías y los jóvenes, les hacían cosquillas, les soplaban y les daban patadas, persiguiéndolos a través de los árboles. El cosquilleo a menudo inducía a la hilaridad. Un joven chimpancé fue visto balanceando un terrón atado a un manojo de hierba alrededor de su cuerpo y golpeando a un compañero repetidas veces con él.

Tal y como Frank Beach (1945) puso de manifiesto por primera vez, el juego de los animales no es simplemente una mezcla de comportamientos infantiles. Progresa como formando parte de la ontogenia, con modelos específicos que aumentan y disminuyen con la edad. El principio ha sido bien documentado por Horwich (1972), quien comparó la programación del juego sexual en siete especies de roedores. Cada especie puede caracterizarse por un breve período durante el cual los resultados observados del juego tienen lugar. En los animales en general, la frecuencia del juego aumenta rápidamente hacia un máximo después del inicio, disminuyendo entonces con lentitud durante las etapas juvenil y subadulta, alcanzando su menor valor y a menudo, sobre todo en las especies más primitivas, desapareciendo por completo en la plena madurez sexual (véase la figura 7-9).

Otra característica del juego es la libertad con que están concadenados los elementos del comportamiento. Estos elementos pueden definirse bien y son más o menos consistentes en cuanto a forma; pueden ser incluso similares a los comportamientos serios de los adultos a los que remedan. Pero la secuencia con que se dan es muy variable e idiosincrásica, pudiendo incluso calificarse de caprichosa. Es posible que este rasgo de holgura sea vital para el proceso de seguimiento del ambiente. El juego son los medios con que se identifican las combinaciones más apropiadas, se refuerzan éstas y quedan por tanto establecidas en el futuro repertorio adulto. Fagen (1974) ha comparado el juego con el proceso de la mecánica

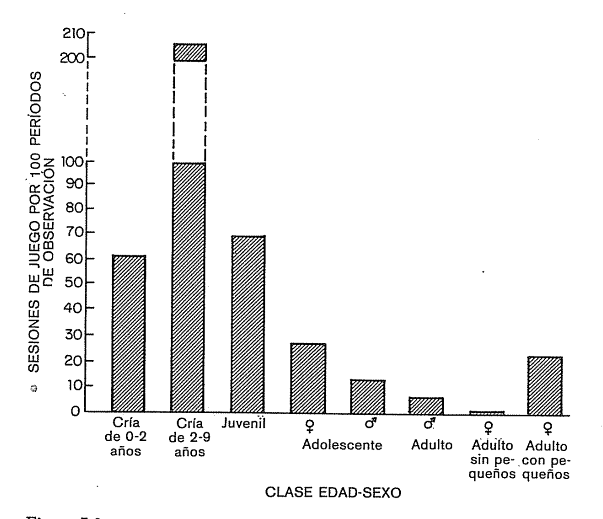


Figura 7-9

Frecuencia de juego en diversas clases de sexo y edad en chimpancés salvajes. (Modificación de Jane van Lawick-Goodall, 1968a.)

cromosómica, que tiene el mismo efecto de diversidad multiplicativa:

1. *Recombinación*. En el comportamiento juguetón las secuencias adultas del comportamiento se rompen. Elementos del comportamiento, como amenazas, cuidados, huidas y posturas sexuales, se llevan a cabo en nuevas y rápidamente cambiantes secuencias que no serían adaptativas e incluso fatalmente peligrosas dentro de los serios contextos de la vida adulta.

2. *Fragmentación*. Las secuencias del comportamiento son interrumpidas; los principios y finales adultos normales pueden omitirse.

3. *Translocación*. En el juego, los elementos del comportamiento de distinta categoría adaptativa, por ejemplo reproducción, alimentación y exploración, pueden combinarse casualmente.

4. *Duplicación*. Los episodios de esparcimiento pueden extenderse indefinidamente. Los elementos puestos en juego sólo raras veces en el transcurso de la vida adulta pueden repetirse con frecuencia e incluso de una forma rítmica.

Entre los mamíferos superiores, donde esto se distribuye con más libertad, el juego afloja el repertorio del comportamiento en cada generación y proporciona al individuo oportunidades para escapar de la tradición de su familia y de su sociedad. Al igual que la reproducción sexual y el aprendizaje en general, es evidentemente una de las más ampliamente estratagemas adaptativas mantenidas por la selección natural de segundo orden. Al llegar a una potencia máxima, en seres humanos y un grupo selecto de otros primates superiores que incluye a los macacos japoneses y los chimpancés, el comportamiento juguetón ha conducido a la invención y transmisión cultural de nuevos métodos para explotar el ambiente. Es un hecho en cierto modo preocupante para los moralistas que los americanos y otros pueblos culturalmente avanzados sigan dedicando grandes cantidades de su tiempo a establecer formas de entretenimiento. Se complacen en colgar grandes peces no comestibles en las paredes de sus salas de estar, en idolatrar a campeones de boxeo y a veces en llegar al éxtasis con el juego del fútbol. Tal comportamiento posiblemente no sea decadente. Podría ser tan fisiológicamente necesario y genéticamente adaptativo como el trabajo y la reproducción sexual, pudiendo venir de los mismos procesos emocionales que impulsan nuestras inclinaciones superiores hacia la ciencia, la literatura y la creación artística.

TRADICIÓN, CULTURA E INVENCIÓN

El refinamiento supremo del seguimiento ambiental es la tradición, la creación de formas específicas de comportamiento que son transferidas de una generación a otra por medio del aprendizaje. La tradición presenta tan sólo una combinación de cualidades que acelera su efectividad a medida que aumenta su riqueza. Puede iniciarse o alterarse por un solo individuo con éxito; puede esparcirse con rapidez, en ocasiones en menos de una generación, a través de una sociedad o población enteras; y es acumulativa. La auténtica tradición es precisa para la aplicación y a menudo pertenece a lugares específicos e incluso sucesiones de individuos. En consecuencia, familias, sociedades y poblaciones pueden diverger rápidamente entre sí en sus tradiciones, que es el fenómeno descrito en el capítulo 2 con el nombre de «deriva tradicional». La forma superior de tradición, cualquiera que sea el criterio utilizado para valorarla, es por supuesto la cultura humana. Pero la cultura, independientemente de sus puntos de contacto con el lenguaje, que es realmente único, difiere de la tradición animal sólo en el grado.

Algunos dialectos de la comunicación animal son aprendidos, y en está medida representan una elemental forma de tradición. Las poblaciones locales llegan a diferenciarse a través de la deriva tradicional, con muchas consecuencias potencialmente adaptativas vistas previamente en distintos contextos: mayor compatibilidad de las parejas y mejora de la eficacia en las comunicaciones entre macho y hembra, el mejoramiento del efecto estimado enemigo y el aislamiento parcial reproductor de cada deme distinguida por un dialecto, lo que preserva la aproximación de la aptitud de su patrimonio genético a las condiciones particulares de su ambiente local. Siendo todos los demás factores iguales o despreciables, la distribución geográfica media de los dialectos de una especie disminuye a medida que aumenta la plasticidad en el comportamiento. La distribución dialectal del estornino de los pastores de las colinas de la India *(Gracula religiosa)*, intensamente imitativo y que tiene un canto desusadamente plástico, no abarca más allá de los 17 kilómetros (Bertram, 1970). La formación del dialecto basada al menos en parte en el aprendizaje entre generaciones está ampliamente extendido entre las especies de aves canoras (Thielcke, 1969). La variación geográfica en las vocalizaciones ha sido observada en diversas clases de mamíferos, incluyendo a pikas, ballenas de cabeza arqueada y monos ardilla. Su significado es desconocido, ya que la variación podría basarse en diferencias genéticas y por lo tanto, no constituir una auténtica tradición. LeBoeuf y Peterson (1969a) sugirieron que las diferencias en las vocalizaciones entre poblaciones insulares de elefantes marinos a lo largo de las costas de California se basan al menos en parte, en el aprendizaje. Algunas de las poblaciones han sido fundadas por números muy reducidos de individuos durante la rápida expansión producida en las décadas anteriores. El primer toro de la isla de Año Nuevo, por ejemplo, producía un sonido extrañamente explosivo en cuanto a notas. Es posible, pero aún no ha sido demostrado, que el sonido pudiera ser imitado por los machos más jóvenes que llegaran después. La variación geográfica de la danza contoneada en la abeja *Apis mellifera* es extensiva, y se refiere a la formación dialectal, información de von Frisch (1967) y otros investigadores. Pero en este caso los análisis genéticos y los experimentos de cruzamiento entre enjambres han demostrado que las diferencias son heredadas antes que aprendidas.

La mayor parte de la tradición en los animales más estudiados está relacionada con la *Ortstreue* (fidelidad al lugar), palabra alemana para la cual no hay un equivalente preciso en español. *Ortstreue* es la tendencia de los individuos a volver a los lugares usados por sus antepasados en orden a reproducirse, alimentarse o simplemente, descansar. Su manifestación más espectacular reside en las rutas fijas de migración de aves y mamíferos. Cada año, diversas especies de ánades realizan migraciones de cientos o miles de kilómetros siguiendo las mismas rutas tradicionales, deteniéndose en los mismos lugares de descanso y yendo a parar a los mismos sitios de apareamiento e invernada. Ya que estas aves vuelan en bandadas de diversas edades todas mezcladas, existen abundantes posibilidades para los jóvenes de aprender la ruta de sus mayores. Cuanto mayor sea la fidelidad mostrada por las aves hacia las rutas de vuelo, menor será la corriente genética entre poblaciones locales, y en consecuencia, mayor será la variación geográfica dentro de una misma especie (Hochbaum, 1955). Los renos quizás sean los mamíferos que más se parecen a las aves en cuanto a comportamiento migratorio se refiere, mostrando una fidelidad comparable para con sus rutas migratorias y territorios de crianza (Lent, 1966). Los peces migratorios, incluyendo a arenques *(Clupea)*, anguilas *(Anguilla)* y salmones *(Oncorhynchus, Salmo)*, cruzan largas distancias para volver a sus territorios de desove. Al menos en el caso del salmón, parece guiarse por el olor de las corrientes que les vieron nacer (Hasler, 1966, 1971). En consecuencia, la tradición en su más pura acepción puede que no exista; la *Ortstreue* puede darse en ausencia de tradición. Las mariposas *Danaus plexippus* son quizás campeonas de los largos recorridos entre los insectos migratorios; cada primavera vuelan hacia el norte y regresan al sur cubriendo distancias del orden de los 1500 kilómetros cada vez (Urquhart, 1960). Uno de los términos se halla en la costa oeste de América del Norte, en California. En algunas localidades, estos insectos invernantes se establecen en los mismos árboles un año tras otro. Los famosos «árboles de las mariposas» en los bosques del Pacífico han venido siendo usados durante al menos 70 años. Estas mariposas viven lo suficiente como para solaparse durante dos generaciones, siendo posible para los individuos más viejos la conducción inadvertida de los más jóvenes hacia los lugares de invernada. Si es este el caso, dichas mariposas puede considerarse que utilizan una rudimentaria forma de tradición.

En un plano distinto, los juegos realizados por los mamíferos son ciertamente tradicionales. Los de los ciervos persisten durante generaciones, y allí donde siguen las vías invariables por entre las rocas, quizás durante siglos. Los galápagos *(Testudo elephantopus)* siguen pistas establecidas en el transcurso de sus migraciones anuales. Al principio de la época de las lluvias, descienden de los hábitats húmedos y las charcas de las tierras altas hacia las elevaciones inferiores para alimentarse y depositar los huevos. Más tarde ascienden hacia las tierras altas. En ciertos puntos, las pistas de estos animales se prolongan a lo largo de kilómetros enteros y se precisan días para seguirlos, habiendo durado con toda certeza por espacio de generaciones (Van Denburgh, 1914). Las zonas de apareamiento de las aves coloniales también son tradicionales. Wynne-Edwards (1962) ha reclamado atención sobre los nombres vikingos de ciertas islas británicas basados en las clases de aves que anidaron allí del siglo VIII al X. Los nombres aún son apropiados: por ejemplo, Lundy significa «isla de los frailecillos» y Sulisgeir, «roca de los alcatraces». Incluso los nidos y los lugares de descanso pueden pasar de una generación a la siguiente. Los nidos de águilas pescadoras y las golondrinas que trabajan el barro, a veces persisten durante décadas. Las madrigueras de las ratas almizcleñas y de los castores duran varias generaciones, mientras que algunos refugios de los tejones europeos se dice que tienen varias centurias de antigüedad (Neal, 1948).

Los territorios de ostentación de las aves en épocas de apareamiento y cortejo, incluyendo lagópodos de Escocia, combatientes, maniquíes, faisanes y aves del paraíso, son usualmente fijos en cuanto a ubicación merced a rígidas tradiciones. Armstrong (1947) describió cómo una población de combatientes en Inglaterra insistía en volver a su arena ancestral incluso cuando una carretera se construyó a través de ella. «Cuando pasaba con mi bicicleta, estaba a punto de atropellarlos, se apartaban un poco y volvían inmediatamente a su lugar». El único sobreviviente del páramo en lo que se refiere a gallinas siguió visitando el ancestral «campo favorable» en Martha's Vineyard, en Massachusetts, un año tras otro hasta que falleció. No se ha determinado aún el tiempo que persisten los territorios de ostentación, pero algunos probablemente duran durante décadas o centurias. Beebe (1922), por ejemplo, halló una tribu Dyak en Borneo que había estado cazando faisanes de China en la misma zona durante muchas generaciones. Las áreas de actividad y territorios de las sociedades cerradas también se legan a los descendientes, siendo mostrados sus límites inadvertidamente a los jóvenes animales mediante acciones de los compañeros experimentados. Ejemplos bien documentados incluyen a la urraca australiana *Gymnorhina tibicen* (Carrick, 1963), aves de corral silvestres (Collias y col., 1966), y diversos lemúridos, así como monos (Alison Jolly, 1972a).

Cuanto mayores sean los grados de cerrazón y filopatria, así como más prolongada y compleja sea la socialización de los jóvenes, más importante será el papel de la tradición en la organización social. Geist (1971a) ha resaltado la confluencia de todos estos factores en la creación de fuertes tradiciones en bandas de cabras montaraces:

> La forma en que los carneros montaraces establecen las áreas de actividad se halla estrechamente relacionada con sus sistemas sociales. Heredan estas áreas de sus mayores adquiriendo los hábitos de desplazamiento de ellos; la exploración individual juega un papel subordinado. Las hembras en general adoptan las áreas del grupo de hembras que las criaron, pero algunas de ellas heredan las áreas de actividad de otros grupos. Las hembras tienen un período crítico que va desde el primero hasta el segundo año de vida durante el cual pueden desviarse hacia otra banda de hembras en caso de hallarla, o seguir a un carnero hasta otra área y reunirse con

las hembras de allí. Los animales jóvenes sólo pueden seguir a los individuos de su banda materna ya que no pueden encontrar a ninguno de otra.

Los machos jóvenes abandonan el «área de actividad del grupo» materna algún tiempo después de su segundo año de vida, uniéndose a otras bandas de machos. Establecen modelos individuales de áreas de actividad estacionales adoptando las áreas de diversos machos mayores que encuentran...

La comunidad de carneros posee todos los elementos esenciales para un suave tránsito del conocimiento de la área de actividad, mientras que minimiza la dispersión por parte de los jóvenes. Las crías no son rechazadas por las hembras después del destete o antes de parir; éstos dejan a sus madres y se convierten en adultos por propia elección. Ningún vínculo social se rompe con brusquedad; la separación de madre e hijo es gradual y los jóvenes nunca son forzados a dejar el grupo y a vagar abandonados a su suerte. El resultado es que el joven carnero difícilmente se halla solo. Son tolerados por cualquiera al que sigan, ya sean hembras, subadultos o machos maduros.

Durante el nacimiento de los hijos, los añales tienden a unirse por sí mismos a hembras estériles. Las hembras de carnero montaraz conservan el rasgo juvenil de seguir a los demás a lo largo de sus vidas. Los machos adultos, en contraste, se separan de sus compañeros de forma gradual por encima de un período que va de siete a nueve años. Existe otra diferencia: mientras que las hembras siguen a las hembras más viejas, especialmente a aquellas con crías, los machos lo hacen con aquellos que exhiben una mayor cornamenta. Cuando los machos adultos se hacen más independientes, son seguidos a su vez por los más jóvenes, transmitiendo pasivamente la tradición regional a ellos. Hacia la edad de cuatro años y medio los machos parecen estar fijados en un modelo de área de actividad.

Entre los primates superiores, hay veces en que las tradiciones varían de una forma cualitativa. Poirier (1969a) observó cambios en la dieta y en la conducta de recolección de alimento en los langures *(Presbytis johnii)* del sur de la India, después de que el ambiente de estos monos hubiera sido alterado por la actividad humana. Una tropa fue precipitada a una nueva área cuando se destruyó el hábitat de su área de actividad original. Subsecuentemente, alteró su dieta de *Acacia* a *Litasae* y *Loranthus*. Otras tropas han empezado a dedicarse a *Eucalyptus globulus*, un árbol australiano que está siendo deliberadamente cultivado en lugar de las especies favorecidas por los langures de forma natural. Aunque los adultos sean reacios a consumir otra cosa que no sean los pecíolos foliares de estos aromáticos árboles, los jóvenes a veces comen toda la hoja. Poirier predice que, en última medida, todas las tropas incorporarán al eucalipto como principal alimento. En cualquier caso, los langures están involucrados en el proceso de adaptación a la usurpación efectuada por la agricultura. En la zona de Nilgiri, en la India, las patatas y coliflores fueron introducidas no hace más de 100 años y están reemplazando de forma gradual al bosque natural. Los langures abandonan sus refugios en las escasas zonas forestales para roer las cosechas. No sólo se alimentan de verduras en cantidad, sino que también han aprendido a alimentarse en el suelo con el auxilio de sus manos y tirar de la planta entera, una forma de conducta que todavía no ha sido observada en otras tropas de langures.

Es probable que adaptaciones a este nivel de dificultad se den también en poblaciones de primates no molestadas por el hombre. Los babuinos que habitan el desierto, sobre todo *Papio hamadryas* pero también algunas poblaciones de *P. anubis*, ingieren alimento deshidratado durante largos períodos del año, debiendo hallar agua potable cotidianamente. Durante la estación seca, los ríos se reducen a charcas esparcidas que se entibian y se llenan de algas. En estos períodos los babuinos utilizan sus manos para excavar agujeros en la arena de los lechos. La ubicación es expertamente seleccionada, y los animales raras veces deben profundizar más de veinte centímetros hasta encontrar agua fresca y limpia (Kummer, 1971).

El caso más cuidadosamente documentado de invención y tradición en primates se ha producido en estudios con el macaco japonés *Macaca fuscata*. Desde 1950, los biólogos del Japanese Monkey Center han compilado escrupulosos registros de historias individuales en tropas silvestres localizadas en diversos lugares: Takasakiyama, cerca del extremo norte de Kyushu; Koshima, una pequeña isla en la costa este de Kyushu; y Minoo y Ohirayama en Honshu. Estudios más casuales se han realizado en otras localidades. En un estado primario los científicos japoneses hallaron diferencias entre tropas en lo que se refiere a los comportamientos de consecución de alimento. Los monos de la Garganta de Minoo han aprendido cómo alimentarse con raíces de plantas valiéndose de sus manos, mientras que los de Takasakiyama, todo y hallándose en un hábitat similar, aparentemente nunca usan esta técnica. La población Syodosima regularmente invadía las plantaciones de arroz, pero las tropas de Takagoyama nunca fueron observadas haciéndolo, a pesar del hecho de que habían vivido durante muchos años en las colinas que rodean las plantaciones y las traspasaban ocasionalmente durante sus nómadas vagabundeos (Kawamura, 1963).

Cuando los biólogos ofrecieron nuevos alimentos a los monos, observaron directamente tanto extensiones de la dieta como los medios por los que estos cambios eran transmitidos merced a la imitación. En Takasakiyama, los caramelos fueron aceptados con presteza por parte de los monos que contaban menos de tres años de edad, extendiéndose la afición rápidamente a todas las edades. Las madres adquirieron el hábito de los jóvenes y lo transmitieron a sus propios hijos. Unos pocos machos más estrechamente asociados con las crías y jóvenes también aceptaron los caramelos de forma eventual. La propagación del hábito fue más rápida entre los animales jóvenes y más lenta entre los machos subadultos que estaban apartados socialmente de los jóvenes y parientes. Después de dieciocho meses, el 51,2 % de la tropa se había convertido a la ingestión de caramelos (Itani, 1958). En Minoo, otra tropa añadió trigo a su dieta cuando el grano fue proporcionado artificialmente, pero de una forma mucho más rápida y distinta.

Los machos adultos lo comieron en primer lugar, secundándolos con presteza las hembras adultas y los animales más jóvenes. Al cabo de sólo cuatro horas, toda la tropa había adoptado el hábito (Yamada, 1958).

Los científicos que sumarizaron los primeros hallazgos, incluyendo a Kinji Imanishi (1958, 1963) y Syunzo Kawamura (1963), se refirieron a la sociedad de macacos considerándola una «cultura subhumana» o «precultura» y las variaciones en la dieta como una culturización. En caso de no estar justificados estos términos, llegarían a estarlo gracias a las notables series de acontecimientos producidos en esta época en una sola tropa de la isla de Koshima. A partir de 1952, los biólogos empezaron a esparcir batatas por la playa en un intento de suplementar la dieta de los monos. La tropa entonces se aventuró fuera del bosque para aceptar el obsequio, con lo que extendió sus actividades hasta un hábitat completamente nuevo. Al siguiente año, Kawamura (1954) observó los principios de una nueva forma de conducta asociada a esta modificación del hábitat: algunos de los monos estaban limpiando de arena las batatas empleando una mano para quitar la arena y la otra para sumergirlas en el agua. Este y otros cambios subsecuentes en el comportamiento fueron seguidos con todo detalle durante los diez años siguientes por Masao Kawai, quien resumió la historia de la población en 1965.

El lavado de las batatas fue inventado por una hembra de dos años llamada Imo. Al cabo de diez años el hábito había sido adquirido por el 90 % de los miembros de la tropa de todas las edades, excepto las crías de un año o menos y los adultos mayores de 12. Durante el mismo período, el lavado pasó de verificarse con el agua dulce del arroyo al agua salada del mar. El comportamiento fue aprendido con mayor rapidez por los jóvenes de edad comprendida entre 1 y 2½ años, el mismo intervalo de edad que Imo. En 1958, cinco años después de que Imo lo inventara, el lavado de las batatas era practicado por el 80 % de los monos de entre 2 y 7 años de edad. Los monos más viejos permanecían conservadores; únicamente el 18 %, todas hembras, aprendieron el comportamiento. Parte de su conservadurismo es propio de la edad y el sexo. Menzel (1966), de forma subsecuente, probó a los macacos japoneses situando objetos extraños en sus rutas. Los jóvenes, por ejemplo, reaccionaron con mayor intensidad ante la visión de un cordel de plástico amarillo. Por encima de los 3 años, los machos respondían con la misma frecuencia que las hembras. La respuesta de los machos adultos, sin embargo, decayó hasta el 18 %, mientras que casi la mitad de hembras adultas todavía eran capaces de reaccionar. Esto no significa que los animales más viejos no se dieran cuenta de la presencia del cordel, sino que se sentían menos inclinados a explorarlo. Los machos adultos, al ver el objeto, se desviaban de forma característica en su camino mientras lo observaban de reojo. Parte del conservadurismo también resultó ser un producto secundario de la tendencia de los monos a aprender de sus compañeros más próximos. Cuando la tradición del lavado de batatas apareció por primera vez, las madres aprendieron de sus hijos y los jóvenes de sus hermanos. Más tarde, las crías recogieron el hábito de forma rutinaria de sus madres. Los animales más viejos, y especialmente machos adultos y subadultos que permanecían cerca de la periferia del grupo, tenían menos oportunidades de aprender de esta forma.

En 1955 Imo, el genio de los macacos, inventó otra técnica de consecución de alimento. Los biólogos habían dado trigo a la tropa de Koshima por el simple procedimiento de esparcirlo por la playa. Los monos se vieron obligados entonces a recogerlo grano a grano de entre la arena. Imo, que esta vez contaba con cuatro años de edad, aprendió de alguna forma a transportar puñados de la mezcla de arena y trigo hasta la orilla, donde los arrojaba al agua. Cuando la arena se hundía, los granos de trigo, más ligeros, eran recuperados y comidos. La forma en que esta nueva tradición se extendió por la tropa se parecía a la del caso de las batatas y su lavado. Los jóvenes instruyeron pasivamente a sus madres y a otros animales de edad pareja, y las madres a sus crías, pero los machos adultos se resistieron en gran medida a aprender la técnica. Sin embargo, emergió una importante diferencia: si bien el lavado de las batatas se extendió con mayor rapidez entre los monos de uno a dos años y medio, la flotación del trigo fue desarrollada con una eficacia mayor por los miembros de dos a cuatro años, intervalo de edad al que pertenecía Imo. La explicación de esta diferencia puede residir en la complejidad relativa de ambas tareas. El lavado de las batatas no es más que una ligera modificación del procedimiento que siguen rutinariamente los macacos cuando recogen tubérculos y frutos del suelo, agarrándolos con una mano y sacándoles la suciedad con la otra. Pero la «minería de lavado» en el caso del trigo implica un elemento cualitativamente nuevo: deshacerse temporalmente del alimento y esperar hasta recuperarlo. Bien pudiera ser que los animales jóvenes fueran normalmente los inventores de nuevas formas de conducta, pero únicamente aquellos con varios años de experiencia pueden realizar las tareas más complicadas. Este concepto se ha visto reforzado merced a los experimentos de Atsuo Tsumori y sus colaboradores con las tropas de Koshima, Ohirayama y Takasakiyama (Tsumori y col., 1965; Tsumori, 1967). Se enterraron cacahuetes en la arena a una profundidad de 6 ó 7 cm a la vista de la tropa. En cada lugar, una minoría de individuos tuvieron éxito al primer intento de desenterrarlos, lo que constituía una tarea moderadamente difícil. Luego se extendió el hábito a la mayor parte de los miembros restantes de cada tropa. Los más innovadores de los animales fueron jóvenes, alcanzando una notable ventaja aquellos cuyas edades estaban comprendidas entre los cuatro y los seis años (véase la figura 7-10).

Las innovaciones de la tropa de Koshima han proporcionado también una ilustración gráfica del papel potencial de las conductas aprendidas como un marcapasos evolutivo. El alimento ofrecido a los monos en la playa los atrajo hacia un nuevo hábitat y los enfrentó a oportunidades de cambio nunca soñadas por los biólogos japoneses. Los monos jóvenes empezaron a entrar en el agua para bañarse y chapotear, sobre

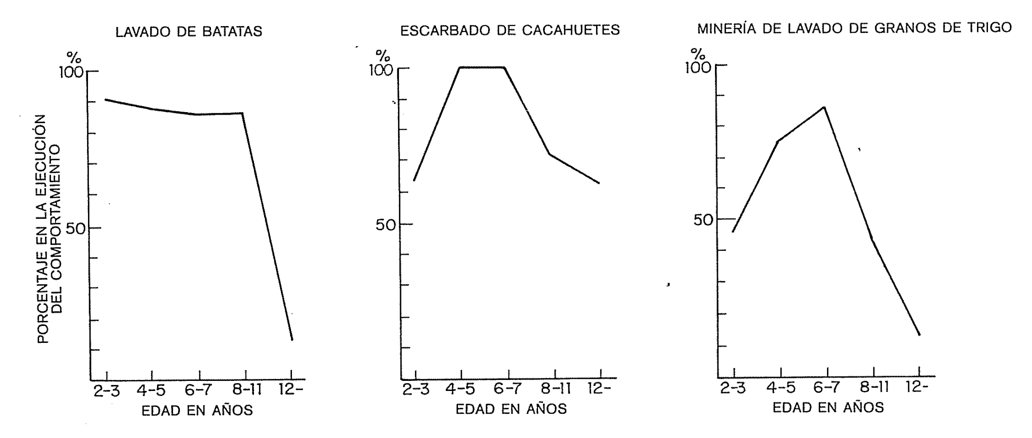


Figura 7-10
Innovación y tradición en monos japoneses en función de la edad del animal. Los datos, tomados en una tropa de la isla de Koshima en agosto de 1962, son el porcentaje de monos en diversos grupos de edad que habían adquirido las técnicas de lavado de batatas y minería de lavado por aquel tiempo y el porcentaje que habían buscado con éxito cacahuetes después de varios ensayos. El lavado de batatas es una modificación relativamente simple del comportamiento, mientras que el escarbado y la minería de lavado son, sucesivamente, tareas más difíciles y complejas, diferencia que puede reflejarse en las actuaciones cada vez más pobres de los monos más jóvenes en las dos últimas tareas. (Tomado de Kawai, 1965a, y Tsumori y col., 1965.)

todo durante la estación cálida. Aprendieron a nadar, e incluso algunos a bucear y a coger algas. Uno de ellos dejó Koshima y nadó hasta una isla vecina. Mediante una pequeña extensión de sus oportunidades dietéticas, la tropa de Koshima ha adoptado una nueva forma de vida, o para ser más exactos, insertó una forma adicional dentro de la moda ancestral. No es demasiado aventurado caracterizar tales poblaciones como equilibradas en la frontera de las rupturas evolutivas, aun cuando probablemente muy pocas lleguen a completar el proceso. Un interesante caso paralelo en que el cambio ha sido llevado hasta el final es el de los lagartos. Las especies del género *Uta* están especializadas para la vida en el desierto del oeste de América del Norte. En todos los aspectos, se cuentan entre los más terrestres de todos los vertebrados, pero presentan una notable excepción: en San Pedro Mártir, una pequeña isla desierta del golfo de México, existe una especie endémica *(Uta palmeri)* que ha adoptado una vida parcialmente marina. Los individuos de esta especie son grandes y viven en poblaciones densas que quizás no podrían mantenerse con la búsqueda de alimento sólo en tierra. Lo que hacen es obtener gran parte de su energía invadiendo la zona costera de la isla durante la bajamar, alimentándose con los diversos invertebrados marinos que allí moran. Un nuevo paso hacia adelante en esta progresión general evolutiva ha sido dado por la iguana marina de las islas Galápagos *Amblyrhynchus cristatus*, que vive en los afloramientos de lava en la orilla del mar y bucea para comer algas.

UTILIZACIÓN DE HERRAMIENTAS

Las herramientas proporcionan los medios para avanzar en el proceso de la invención. Sin embargo, en el mundo idiosincrásico del comportamiento animal, la frase *utilización de herramientas* debe ser cuidadosamente definida. John Alcock (1972) la ha caracterizado, dentro de los límites de lo posible, como la manipulación de un objeto inanimado, no elaborado internamente por el organismo, que se usa de una forma que mejora la eficacia del organismo para alterar la posición o forma de algún otro objeto. Así pues, las telas de araña y los nidos de avispas, aunque puedan clasificarse como maravillas de naturaleza inanimada, no constituyen herramientas. Tampoco lo son el hilado por parte de los pájaros herrerillos y la utilización de herramientas por parte de los mapaches, ya que el objeto de la manipulación no son otros objetos inanimados.

Incluso restringida de esta forma debido a la definición, la utilización de herramientas constituye un fenómeno extraordinariamente diversificado y extendido entre los insectos, aves y mamíferos. La lista siguiente ha podido compilarse a partir de publicaciones por parte de Millikan y Bowman (1967), Struhsaker y Hunkeler (1971), Alcock (1972), Jones y Kamil

(1973), y R. E. Silberglied (comunicación personal); y probablemente sea completa para todos los grupos excepto primates.

——— Las avispas solitarias del género *Ammophila* cierran las entradas del nido con una piedrecita que sostienen con sus mandíbulas.
——— Las hormigas león y las orugas león, que son las larvas del género de los neurópteros *Myrmeleon* y de los géneros de moscas *Lampromyia* y *Vermilio*, respectivamente, ponen fuera de combate a los insectos que constituyen sus presas arrojándoles arena con oscilaciones de la cabeza.
——— El pez arquero *Toxotes jaculatrix* lanza gotas de agua hacia los insectos y arácnidos, haciéndolos caer al agua donde pueden ser atrapados por el pez.
——— En las islas Galápagos, al menos cuatro especies de pinzones de Darwin pertenecientes a tres géneros, usan ramitas, espinas de cactus y pecíolos foliares para expulsar a los insectos de que se alimentan de las oquedades de los árboles. La herramienta se sostiene con el pico y funciona exactamente como una extensión del mismo. Sólo una de las especies, el pinzón carpintero *Cactospiza pallida*, emplea este comportamiento de una forma rutinaria.
——— Mientras que busca insectos en los troncos de los árboles, el trepador azul de cabeza marrón *Sitta pusilla* del sur de EE. UU. ocasionalmente sostiene con su pico un fragmento de corteza y lo usa para desprender otras piezas del árbol.
——— El ratonero pechinegro de Australia *Hamirostra melanosterna*, como un halcón de gran envergadura, transporta rocas y montones de arena por el aire, dejándolos caer sobre los huevos de las aves, especialmente del emú, que anida en el suelo. El ratonero devora entonces el contenido de los mismos.
——— El alimoche *Neophron percnopterus* (un miembro del grupo de comedores de carroña altamente modificada), coge guijarros con el pico y los lanza contra los huevos de avestruz para romper la cáscara.
——— La cacatúa negra de las islas Aru *Probosciger aterrimus* agarra nueces con el pico y con la ayuda de una hoja las abre, una técnica similar a la sujeción de un frasco con una toalla para poder quitar el tapón con la otra mano. El relato de Alfred Russell Wallace sobre este comportamiento en *The Malay Archipelago* (1869) puede constituir la primera publicación relativa al uso de herramientas por parte de animales que no sean los primates.
——— Los gayos cautivos del norte *(Cyanocitta cristata)* se ha observado que utilizan tiras de periódico para sacarlas por entre los barrotes de la jaula y atraer hacia sí la comida que está fuera del alcance de su pico (Jones y Kamil, 1973).
——— La nutria marina *Enhydra lutris* coge piedras y bivalvos del fondo del mar, los sitúa sobre su estómago mientras flota sobre la espalda y rompe los moluscos con las piedras.

Los primeros observadores se inclinaron a considerar el comportamiento de utilización de herramientas como evidencia de fuentes ocultas de inteligencia y aprendizaje interior. Un minucioso examen de los ejemplos mejor estudiados no apoya esta optimista conclusión. En casi todos los casos, tal como apuntara Alcock, las formas de conducta se hallan relativamente estereotipadas y pudieran haberse originado con facilidad a partir de una nueva orientación o alguna otra modificación elemental de las formas de conducta anteriores. Por ejemplo, la arena lanzada por las hormigas león y los gusanos león es un movimiento muy similar al que realizan cuando excavan sus hoyos en el suelo. El lanzamiento de piedras por parte del buitre egipcio y del ratonero común pechinegro pudiera haberse iniciado de forma fortuita a partir de una nueva orientación de la respuesta del transporte por la que estas aves trasladan a sus presas. Esta transferencia se realiza con una probabilidad mayor cuando el ave se ve frustrada por unos huevos grandes o de alguna forma irrompibles. Incluso la conducta altamente especializada del pez arquero se explica de una manera más plausible en términos de producto final de una serie de pequeños pasos evolutivos, y no en los de una extraordinaria capacidad de razonamiento. Es interesante que dos de los más dramáticos ejemplos de utilización de herramientas estén asociados con una variación sustancial del comportamiento adaptativo, en respuesta a una oportunidad ecológica desusada. El pinzón carpintero vive en un archipiélago que no alberga auténticos carpinteros (miembros de la familia Picidae) ni a otras especies que se alimenten de los insectos que habitan en el interior de los árboles. Las espinas de cactos y las ramitas son pobres sustitutos del largo y afilado pico y de la lengua en espiral de un pícido, pero son adecuadas en ausencia de competidores. La nutria marina se ha abierto hacia un hábitat nuevo para los mamíferos de su clase. Sólo necesitaba la adición de una tosca herramienta a sus cualidades natatorias naturales y la destreza manual en orden a explotar unos recursos nutritivos totalmente nuevos. Quizás el hombre primitivo constituya el tercer ejemplo de utilización de herramientas al servicio de una variación adaptativa. Cuando los australopitécidos se hicieron cazadores, las piedras desnudas y los útiles de hueso reemplazaron a las garras y la dentición carnívora que se había perdido con los ancestros prehomínidos de principios de la Era Terciaria. Aunque subsecuentemente se desarrolló una avanzada inteligencia de acuerdo con la utilización de herramientas, no fue un requisito previo a su irrupción.

La utilización de herramientas se produce esporádicamente en especies de primates superiores, en su mayor parte en un grado no superior a otros grupos de vertebrados. Sin embargo, el chimpancé presenta un repertorio tan rico y sofisticado que la especie se sitúa desde un punto de vista cualitativo por encima de todos los demás animales y muy arriba en la escala que va hacia el hombre. Los detalles de la utilización de herramientas por parte de los chimpancés no han podido ser cubiertos por Savage y Wyman (1843-44), quienes describieron a uno de estos animales valiéndose de una piedra para romper un pequeño fruto, así como por Köhler (1927), Beatty (1951), Merfield y Miller (1956), Kortlandt y Kooij (1963), Struhsaker y Hunkeler (1971), y McGrew y Tutin (1973); se destacan notablemente los estudios de Jane van Lawick-Goodall (1968a, b; 1970; 1971) con las poblaciones del Gombe Stream Park, en Tanzania, añadiendo un gran número de hechos al repertorio, estableciendo la preponderancia de la utilización de herramientas en condiciones naturales y llamando la atención de una amplia audiencia de biólogos y profanos en la materia sobre el

fenómeno. Las categorías conocidas de utilización de herramientas pueden verse a continuación.

1. *Utilización de árboles jóvenes y palos como látigos y porras.* El comportamiento fue observado por primera vez en chimpancés atacando a un leopardo (experimento de Kortlandt y Kooij). Van Lawick-Goodall lo vio en formas muy variables durante diversas clases de encuentros agresivos y de distracción entre chimpancés de la corriente del Gombe.

2. *Lanzamientos dirigidos.* Kortlandt y Kooij observaron chimpancés salvajes arrojando palos contra un leopardo enfurecido. Van Lawick-Goodall vio a adolescentes lanzándose palos entre sí en un aparente juego. También fue testigo de chimpancés que arrojaban palos, piedras y puñados de hierba a sus antagonistas en un intento claramente hostil. Los blancos incluían a otros monos durante incursiones de caza y cargas falsas, seres humanos que bloqueaban su acceso a los plátanos y babuinos durante los encuentros en las áreas de alimentación. Los objetos utilizados eran a menudo lo bastante grandes como para intimidar a babuinos y hombres. Pero la efectividad no era nada del otro mundo; de 44 objetos, sólo 5 llegaron a su objetivo y siempre dentro de los 2 m. La intención generalmente era buena, pero el objeto se quedaba corto.

3. *Utilización de palos, ramitas y hierba para capturar hormigas y termes.* En el Gombe Stream Park, estos objetos eran introducidos en los agujeros de los nidos y retirados después para obtener las hormigas y termes que se habían prendido en ellos. El comportamiento es pues una especie de «pesca» de insectos que serían inaccesibles en el subsuelo. En ocasiones, las herramientas fueron cuidadosamente preparadas antes de su uso. Los tallos o las ramitas fueron despojados de sus hojas con las manos o los labios para que pudieran acomodarse mejor en los orificios, mientras que las hojas de hierba fueron a veces hendidas para hacerlas más estrechas.

4. *Utilización de palos, ramitas y hierba como auxilio olfativo.* Estos objetos fueron introducidos en los orificios de los nidos de hormigas y termes, retirados y olidos. Aparentemente, los resultados de esta prueba ayudaban al chimpancé a decidir la continuación de la pesca en el nido de una forma exploratoria, o a buscar en otra parte.

5. *Utilización de palos como palanca.* En el Gombe Stream Park, los chimpancés intentaron abrir cajas que contenían plátanos insertando palos en las junturas y otras discontinuidades (véase la figura 7-11). Aun cuando estos esfuerzos resultaran torpes a los ojos humanos, a veces tenían éxito y el hábito se extendió gradualmente por la tropa.

6. *Utilización de palos y piedras para abrir frutos y nueces.* Siguiendo la observación inicial de Savage y Wyman 125 años antes, Struhsaker y Hunkeler presenciaron numerosos incidentes en que los chimpancés abrían nueces golpeándolas con palos y piedras. En una de las ocasiones una de las piedras pesaba alrededor de 16 kg. Los chimpancés situaban las nueces entre las depresiones de raíces al aire libre de los árboles antes de romperlas. Estas observaciones tuvieron lugar en Costa de Marfil, en África Occidental. Los animales de van Lawick-Goodall, lejos en Tanzania, no exhibieron este comportamiento. La diferencia entre estas poblaciones podría representar otro ejemplo de deriva tradicional.

7. *Utilización de palitos en el cuidado dental.* Una hembra adulta en cautividad en el Delta Regional Primate Center, en Louisiana, continuamente cuidaba de la dentadura de un macho joven con el auxilio de pequeños palitos. Se concentraba en la localización de dos pequeñas cavidades y de un diente que se movía entre dos molares (McGrew y Tutin).

8. *Utilización de hojas como instrumentos para comer y beber.* Cuando los chimpancés del Gombe Stream Park eran incapaces de alcanzar el agua para beber de los fondos de los huecos de los árboles, hundían hojas para conseguirla. Los animales, en primer lugar, masticaban brevemente las hojas para arrugarlas. Entonces las usaban como esponjas: sosteniéndolas entre el índice y el pulgar, las hundían en los huecos, y luego las retiraban para succionar el agua de su superficie. Teleki (1973) observó a chimpancés que usaban hojas para enjuagar los cerebros de los restos de babuinos recién muertos.

9. *Utilización de hojas para la limpieza corporal.* Los chimpancés del Gombe Stream Park utilizaban habitualmente hojas para limpiar sus cuerpos de heces, sangre, orina, semen y diversas clases de materias extrañas pegajosas tales como plátanos demasiado maduros. «El profesor R. A. Hinde, observó como un animal de tres años que se hallaba cerca de él se limpió sus pies vigorosamente con hojas después de pasarlas por su cabello» (van Lawick-Goodall, 1968a).

La riqueza y variedad de estas observaciones proporcionan una desusada oportunidad de aprender cómo se adquiere la utilización de herramientas y se transfiere a los compañeros de la sociedad. En 1963, K. R. L. Hall propuso que el empleo de herramientas por parte de los primates representa, en general, una extensión del comportamiento agresivo bajo condiciones que inhiben el ataque directo. Frustrado por la incapacidad de desarrollar una agresión abierta, el animal se vuelve hacia objetos inanimados que pueden asumir una función de desplazamiento de la actividad o agresión redirigida. El lanzamiento de palos, por ejemplo, podría darse cuando un chimpancé toma un objeto en una hostilidad redirigida y entonces, accidentalmente, lo arroja mientras efectúa un movimiento incompleto de ataque con su brazo en dirección al oponente vivo. Aunque sea posiblemente cierta para un lanzamiento dirigido, esta teoría es por supuesto inadecuada para la mayoría de los otros casos de utilización de herramientas en chimpancés. Durante años, los psicólogos experimentales han observado que los chimpancés cautivos presentan tendencias exploratorias muy intensas. Los nuevos objetos son inspeccionados de manera rutinaria y manejados sin otra recompensa que el desarrollo de la actividad (Schiller, 1957; Butler, 1965). Van Lawick-Goodall halló que este comportamiento era normal en las tropas salvajes. Durante el anidamiento y en la búsqueda de alimento, los chimpancés del Gombe Stream Park ociosamente rompían ramas y arbolillos, hojas y descortezaban los troncos. Mientras se desplazaban por entre los árboles usaban

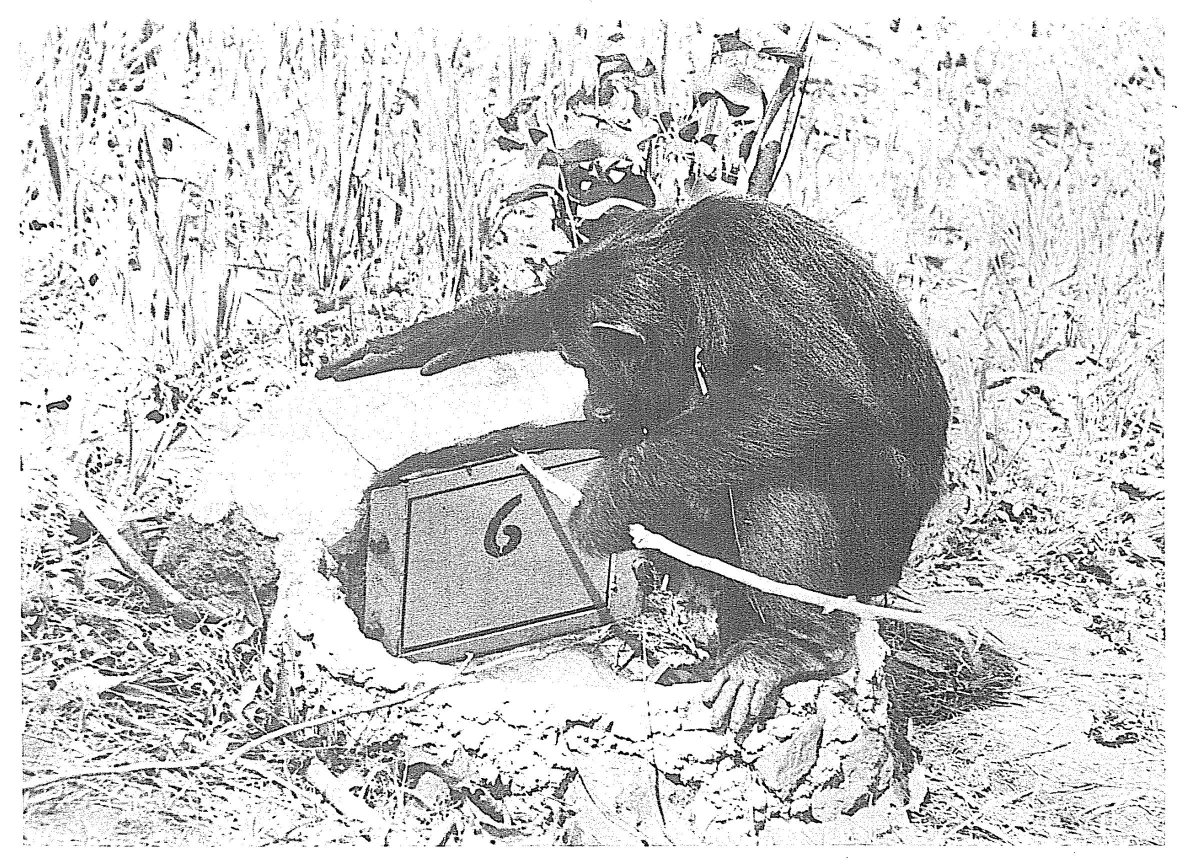


Figura 7-11
Un chimpancé usa un palo en un intento sin éxito de abrir una caja que contiene plátanos. La escena se produjo en el Gombe Stream Park, en Tanzania. (Fotografía de Peter Marler.)

sus manos para partir las ramas que hallaban y tirarlas contra el suelo. La mayoría de las técnicas conocidas de utilización de herramientas podrían haberse originado fácilmente de este comportamiento generalizado investigador y de juego. Es fácil hacernos una idea de chimpancés rascando y pinchando la superficie del suelo y con palos por juego, hasta que encuentran accidentalmente insectos y los atrapan. Así pues, podrían perfeccionar la «pesca» buscando nuevos lugares y practicando movimientos que les proporcionaran el mayor número de insectos. La utilidad de las hojas usadas como esponjas podría percibirse por un animal inteligente que las masticara y manejara de forma habitual. Las hojas introducidas en depresiones

y huecos proporcionarán más agua; no es demasiado difícil que los chimpancés den el paso de situar las hojas en tales lugares y retirarlas luego.

El aprendizaje y el juego son indiscutiblemente vitales para la adquisición de hábitos de utilización de herramientas por parte de los chimpancés. Schiller (1952, 1957) encontró que cuando las crías de dos años se veían privadas durante uno de toda oportunidad de jugar con palos, su capacidad posterior de resolver problemas con palos se veía reducida de forma significativa. Dándoles acceso a los objetos de juego los animales jóvenes en cautividad experimentan una lenta y relativamente inflexible maduración de sus conocimientos prácticos. Por debajo de los dos años, simplemente tocan o sostienen objetos sin intentar manipularlos. A medida que crecen, emplean progresivamente un objeto para golpear o pinchar otros, mientras que de forma simultánea mejoran en la resolución de problemas que requieran el uso de herramientas. Jane van Lawick-Goodall observó una progresión similar en la tropa de chimpancés silvestres. Las crías de seis semanas alcanzaban hojas y ramas. Las crías mayores inspeccionaban constantemente su entorno con los ojos, labios, lenguas, narices y manos, mientras que con frecuencia arrancaban hojas y palos, ondeándolos. Entonces progresaron hacia el comportamiento de utilización de herramientas a pequeños pasos. Por ejemplo, una cría de ocho semanas añadía puñados de hierba a sus otros «juguetes», pero con el propósito particular de frotarlas contra otros objetos, como piedras y su propia madre, lo que constituye un modelo de comportamiento asociado únicamente con la pesca de hormigas y termes. Durante el juego, las otras crías «preparaban» tallos de hierba como útiles de pescar por el procedimiento de desmenuzar los bordes de las hojas anchas y masticar los extremos de los tallos largos.

De idéntica importancia, van Lawick-Goodall adquirió una directa evidencia del comportamiento imitativo en la transmisión de estas tradiciones. En muchas ocasiones vio a crías observando cómo los adultos usaban las herramientas, cogíanlas luego y las utilizaban igual que ellos. En dos ocasiones, un joven de tres años observó a su madre cómo se limpiaba el trasero de restos de excrementos con hojas; entonces tomó hojas a su vez e imitó los movimientos, aun cuando su trasero no estuviera sucio. Los chimpancés, casi con toda certeza, inventan y propagan tradiciones de forma similar a la observada directamente en los macacos japoneses. El uso de palos para abrir las cajas de plátanos es un caso de este tipo. El comportamiento se extendió gradualmente por la tropa del Gombe Stream Park con una intencionalidad por supuesto imitativa. Una hembra nueva en la zona permaneció oculta en las garitas mientras observaba a los otros abriendo cajas. A la cuarta visita, se dirigió hacia las cajas armada de un palo y empezó a pasarlo por ellas. Es extremadamente difícil que un chimpancé hubiera respondido con tanta rapidez sin una experiencia previa.

Debido a que los chimpancés son únicos entre los animales gracias a su nivel de inteligencia y a su proximidad filogenética con el hombre, es de gran interés el conocimiento de todas las distintas formas que usan herramientas y forman tradiciones. Cada porción de información al respecto obtenida en los futuros estudios de campo y laboratorio, con todo débilmente conectada a la información previa, debiera considerarse como potencialmente importante.

Capítulo 8

Comunicación: principios básicos

¿Qué significa comunicación? Déjenme intentar deshacer el nudo gordiano de la discusión filosófica que rodea a esta palabra en Biología definiéndola con una simple sentencia declarativa. La comunicación biológica es la acción por parte del organismo (o célula) que altera el modelo probabilístico de comportamiento en otro organismo (o célula), de una forma adaptativa para uno o ambos participantes. Lo que quiero decir con el término adaptativo es que o la señal, o la respuesta, o ambas cosas, han sido programadas genéticamente en alguna medida por la selección natural. Comunicación no es, ni la señal en sí misma, ni la respuesta, sino la relación entre ambas. Incluso si un animal emite una señal y el otro responde, todavía no se ha dado comunicación hasta que la probabilidad de la respuesta sea alterada, haciéndose distinta de la que se habría dado en ausencia de la señal. Sabemos que en los seres humanos la comunicación puede producirse sin un cambio en el comportamiento del receptor. Puede recibirse información trivial o inútil, acumularse en la mente y no usarse jamás. Pero en el estudio del comportamiento animal no se ha desarrollado todavía ningún criterio operacional distinto del cambio en los modelos del comportamiento abierto, pudiendo constituir una regresión hacia el misticismo el intentar añadir criterios mentales. Al mismo tiempo existen ciertas acciones que alteran las probabilidades y que el sentido común nos prohibe considerarlas como comunicación. Un ataque de un depredador ciertamente altera las formas de conducta de la víctima, pero no existe comunicación en ningún sentido que podamos darle a la palabra. La comunicación también debe ser consecuencial en un grado razonable. Si un animal simplemente deja de observar los movimientos de otro a una cierta distancia, el animal que pasa ha alterado la forma de conducta del otro. Pero el que se mueve no está realmente comunicándose de ninguna forma que pueda alterar su propio comportamiento o afectar a sus relaciones futuras con el animal que observa. En este caso ha habido percepción, pero no comunicación.

J. B. S. Haldane dijo en una ocasión que una propiedad general de la comunicación es la pronunciada eficacia energética del que emite la señal: un ligero esfuerzo puesto en la señal proporciona típicamente una respuesta superior desde un punto de vista energético. Esto no puede ser una prescripción universal, pero sí es lo bastante útil para nuestra intuición como para permitirnos la exclusión explícita de ciertos tipos de interacciones. Dos animales que se están produciendo heridas en el transcurso de un asalto territorial escalonado puede decirse que han cesado de comunicarse y que han empezado a luchar. Pero alzar a un amigo del suelo con un abrazo es una auténtica comunicación que seguramente viola el principio de Haldane.

Para terminar de establecer las propiedades de nuestra definición, consideremos los siguientes dos raros ejemplos en que están implicados microorganismos. Cuando la bacteria bioluminiscente del género *Photobacterium* es inoculada en un medio fresco, es incapaz de producir la cantidad suficiente de luciferasa como para generar luz. Al cabo de un rato, la bacteria

en crecimiento segrega una sustancia activadora de bajo peso molecular que promueve la síntesis de luciferasa en otras bacterias del mismo tipo (Eberhard, 1972). ¿Constituye este sinergismo químico una forma de comunicación? Podría decirse que si o que no según conveniencias. Los organismos inferiores tales como *Photobacterium*, cuyas interacciones tienden a ser estrictamente fisiológicas en lugar de conductuales, crean a menudo una zona oscura en el fenómeno, donde la comunicación no puede delimitarse con claridad. El segundo ejemplo incluye tres eslabones en la cadena comunicativa, en lugar de los dos habituales. Hoyt y col. (1971) descubrieron que el atractivo sexual utilizado por las hembras del escarabajo *Costelytra zealandica* lo produce una bacteria simbiótica. Estos organismos habitan en las glándulas colaterales del escarabajo, que se hallan debajo de la vagina y desarrollan la función primaria de segregar una sustancia protectora de los huevos. En este ejemplo ¿quién se comunica con quién? Por supuesto, la cuestión es básicamente frívola: los escarabajos simplemente han añadido un organismo completo a su maquinaria biosintética. Lo importante es que la comunicación es una relación adaptativa entre el organismo que emite la señal y el que la recibe, independientemente de la complejidad y longitud de la vía de comunicación.

COMUNICACIONES ANIMAL Y HUMANA

La línea divisoria en la evolución de la comunicación se halla entre el hombre y los restantes diez millones de especies de organismos. La forma más instructiva de conceptuar los sistemas menos avanzados es compararlos con la palabra humana. Con nuestro propio y único sistema verbal como modelo o referencia, podemos definir los límites de la comunicación animal en términos de las propiedades que raramente (o nunca) presenta. Considere la forma en que me dirijo ahora a usted. Cada palabra que utilizo ha sido asignada a un significado determinado por una cultura y transmitida a nosotros a lo largo de generaciones mediante el aprendizaje. Lo que es realmente único es el gran número de tales palabras y el potencial para crear otras nuevas que designen cualquier número de objetos adicionales y conceptos. Este potencial es, literalmente, infinito. Tomando un ejemplo de las matemáticas, podemos asignar una palabra sin sentido a cualquier número que elijamos (como en el caso de «googol», que designa a la unidad seguida de 100 ceros). Los seres humanos articulan sus palabras secuencialmente en frases y sentencias que generan, de acuerdo con reglas complejas también determinadas, al menos parcialmente, por la cultura, una gama de mensajes muy superior a la proporcionada por la mera suma de los significados de las palabras en sí mismos. Con estos mensajes es posible hablar acerca del lenguaje, logro que estamos usando aquí. También es posible proyectar un infinito número de imágenes irreales: ficciones o mentiras, especulaciones o fraudes, idealismo o demagogia, dependiendo la definición de si el comunicante informa al que escucha o no que sus intenciones son hablar falsamente.

Contrastemos ahora esto con uno de los más sofisticados sistemas de comunicación animal, la celebrada danza contoneada de las abejas *(Apis mellifera)*, descifrado por primera vez en 1945 por el biólogo alemán Karl von Frisch. Cuando una obrera vuelve después de descubrir una fuente alimentaria en el campo (o en el transcurso de la enjambrazón un lugar deseable donde construir el nido), situada a alguna distancia de la colmena, indica la ubicación del punto a sus compañeras representando la danza contoneada. La silueta del movimiento es un ocho repetido una y otra vez entre sus hermanas. El elemento más distintivo e informativo de la danza es la carrera en línea recta (en el centro del ocho), que proporciona un especial énfasis gracias una rápida vibración lateral del cuerpo (el contoneo), siendo más intensa en el extremo del abdomen y menos marcada en la cabeza.

Cada segundo se producen 13 ó 15 de estos contoneos completos. Al mismo tiempo, la abeja emite un audible zumbido mediante vibración de sus alas. La carrera en línea recta representa simplemente, una versión en miniatura del vuelo desde la colmena hasta el punto en cuestión. Apunta directamente hacia él si la abeja está danzando fuera de la colmena y en un plano horizontal. La posición del sol con respecto a la carrera en línea recta proporciona la orientación requerida. Si la abeja se halla en una superficie vertical del interior de la colmena y a oscuras, la carrera apunta al ángulo apropiado lejos de la vertical, por lo que la gravedad sustituye al sol temporalmente como medio de orientación. (Véase la figura 8-1).

La carrera en línea recta también proporciona información acerca de la distancia a que se halla la meta del nido, por medio del siguiente parámetro adicional: cuanto más lejos está la meta, más dura la carrera en línea recta. En la raza carniólica de abejas, una carrera en línea recta de un segundo indica que el punto se halla a una distancia de 500 m, y una que dure dos segundos, 2 km. Durante la danza, las abejas seguidoras extienden sus antenas y tocan repetidas veces a la primera. En cuestión de minutos, algunas empiezan a abandonar el nido y vuelan hacia el punto. Su búsqueda es respetablemente segura: la gran mayoría se posan y empiezan a inspeccionar dentro del 20 % de la distancia correcta.

Superficialmente, la danza contoneada de la abeja puede parecer que posea algunas de las más avanzadas propiedades del lenguaje humano. El simbolismo se da en forma de una ritualizada carrera en línea recta, y la comunicante puede generar nuevos mensajes a voluntad por medio del simbolismo. Además, la meta se «menciona» de una forma abstracta: es un objeto desplazado en el tiempo y el espacio. Sin ir más lejos, la danza contoneada, como todas las otras formas de comunicación no humanas estudiadas hasta la fecha, está severamente limitada en comparación con el lenguaje de los seres humanos. La carrera en línea recta es, después de todo, una reproducción del vuelo que las abejas emprenderán, comple-

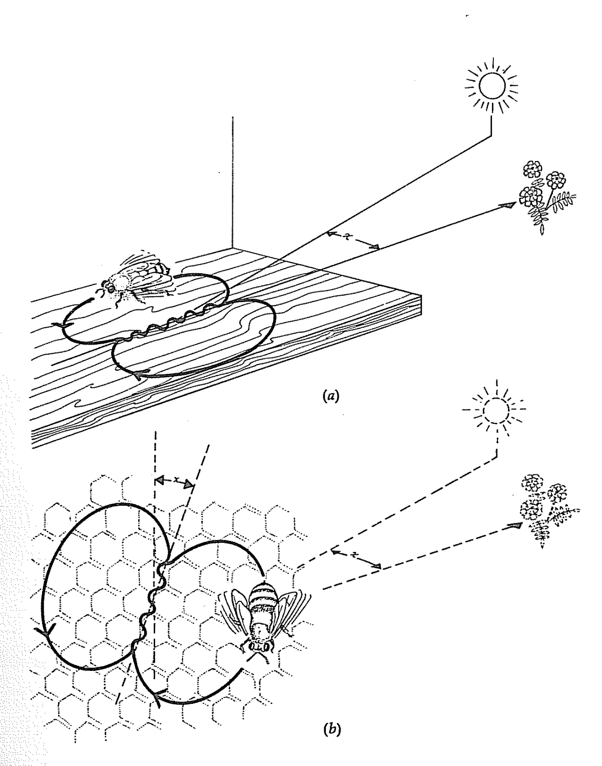


Figura 8-1

La danza de contoneo en la abeja. A medida que la abeja pasa por la carrera en línea recta, hace vibrar (contonea) su cuerpo lateralmente, dándose el movimiento más amplio en la punta del abdomen y el menos en la cabeza. Al final de la carrera, vuelve a describir un círculo hasta más o menos la posición de partida, alternativamente a derecha e izquierda. Las abejas seguidoras adquieren la información sobre el hallazgo de alimento en el transcurso de la carrera en línea recta. En el ejemplo que se muestra aquí, la carrera indica una fuente alimentaria situada a 20° a la derecha del sol a medida que la abeja abandona el nido. Si ésta realiza la danza fuera de la colmena (a), *la carrera en línea recta de la danza apunta directamente hacia la fuente alimentaria. En caso de verificarse dentro del nido* (b), *ella se orienta por gravedad y el punto situado directamente sobre su cabeza toma el lugar del sol. El ángulo* x *(= 20°) es el mismo en ambas danzas. (De Curtis, 1968a; basado en von Frisch.)*

tándose con el zumbido de las alas para representar la actividad motora requerida. Los mensajes separados no se dan de forma arbitraria. Las reglas que siguen están fijadas genéticamente y siempre designan, con una correspondencia uno a uno, una cierta dirección y distancia.

En otras palabras, los mensajes no pueden ser manipulados para proporcionar nuevas clases de información. Más aún, dentro de este rígido contexto los mensajes están lejos de ser infinitamente divisibles. Debido a errores tanto en la danza como en las subsiguientes búsquedas por parte de las seguidoras, sólo alrededor de tres unidades básicas de información son transmitidas con respecto a la distancia y cuatro respecto a la dirección. Esto equivale a un sistema humano de comunicación en que la distancia estaría referida a una escala con ocho divisiones y la dirección estaría definida en términos de un compás con 16 puntos. Al leer mensajes simples, el nordeste podría distinguirse del este por el nordeste, o el oeste del oeste por el sudoeste, pero no sería posible obtener una indicación más refinada de la dirección. Un completo relato del trabajo de von Frisch y sus estudiantes puede obtenerse en su principal publicación *Tanzsprache und Orientierung der Bienen* (1965) o en su traducción al inglés realizada por L. E. Chadwick (1967). Una revisión más breve, incluyendo críticas y estudios más recientes, es la proporcionada por Wilson (1971a). Los rasgos del diseño del lenguaje humano, en oposición con la comunicación de los animales, sobre todo abejas, fue sistemáticamente analizado en primer lugar por Hockett (1960) y Altmann (1962b), y han sido revaluados más recientemente por los mismos autores (Altmann, 1967b, c; Hockett y Altmann, 1968). Los puntos principales de su sistema formal están incluidos en el relato siguiente, más flexible y suave.

SEÑALES DISCRETAS Y GRADUADAS

Las señales de los animales pueden ser ampliamente divididas en dos categorías estructurales: discretas y graduadas, o como las designó Sebeok (1962), digitales y análogas. Las señales discretas son aquellas que pueden presentarse de una simple forma abierto-cerrado, significando si o no, presente o ausente, aquí o allí y dicotomías similares. Están más perfectamente representadas en el acto del simple reconocimiento, sobre todo durante el cortejo. El dorso de color acero y el vientre rojizo del gasterósteo espinoso de tres espinas macho *(Gasterosteus aculeatus)*, es un ejemplo de señal discreta. Otro lo constituiría el acto ritual de aseo de las plumas en el pato mandarín macho *(Aix galericulata)*, que lleva su cabeza hacia atrás hasta apuntar de forma espectacular hacia el espejuelo de su ala de color anaranjado intenso. Aún existen otros ejemplos proporcionados por las secuencias de destellos bioluminiscentes de las luciérnagas (figura 8-2). La separación de la forma también caracteriza las señales comunes según las que los miembros de un grupo se identifican entre sí y están en contacto, como los dúos de las aves y los gruñidos de los ungulados en ciertas

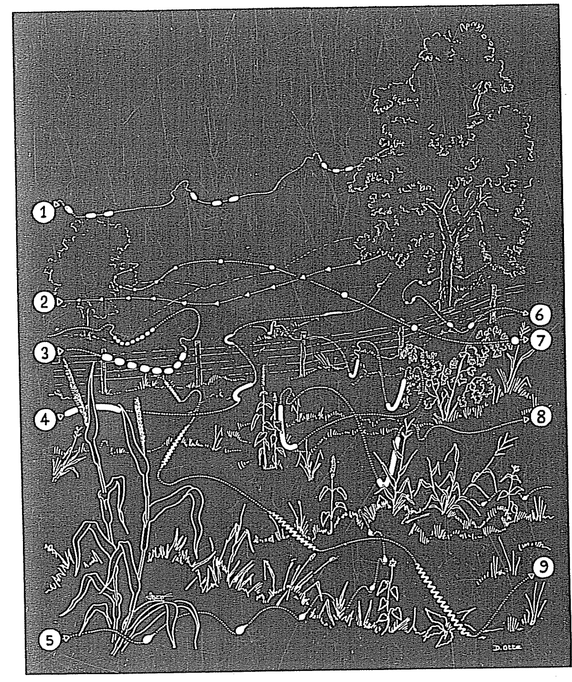


Figura 8-2

Señales discretas en la comunicación sexual de las luciérnagas. Los destellos y las vías de vuelo de los machos pertenecientes a nueve especies de Photinus *se muestran aquí como si pertenecieran a una fotografía de lapso de tiempo. Cada especie posee un modelo de destello distinto y relativamente variable (y por tanto discreto). Cuando una hembra en el suelo observa el modelo de su propia especie, emite destellos como respuesta, atrayendo al macho hacia ella. Las luciérnagas son escarabajos lampíridos. (De Lloyd, 1966.)*

ocasiones. Las señales discretas llegan a ser discretas a través de la evolución de la «intensidad típica» (Morris, 1957). Es decir, que la intensidad y la duración de un comportamiento llegan a ser menos variables, por lo cual no importa lo débil o fuerte que sea el estímulo que las evoque, porque el comportamiento sigue siendo más o menos el mismo.

Por el contrario, las señales graduadas (análogas) han evolucionado de una forma que aumenta la variabilidad. Como regla, cuanto mayor sea la motivación del animal o el acto que deba realizarse, más intensa y prolongada será la señal emitida. La carrera en línea recta de la abeja denota con cierta precisión la distancia existente entre la colmena y el lugar del hallazgo alimenticio. La «viveza» de la danza y su duración total aumentan con la calidad del alimento y la favorabilidad del tiempo en el exterior de la colmena. La comunicación graduada también se ha desarrollado espectacularmente en las ostentaciones agresivas entre animales. En el macaco rhesus, por ejemplo, una ostentación agresiva de baja intensidad se pone claramente de manifiesto. La dura mirada que recibe un ser humano al aproximarse a una jaula de estos animales no es precisamente un signo de curiosidad, sino una cauta ostentación de hostilidad. Los macacos rhesus, en condiciones naturales, se maltratan con frecuencia no sólo con la vista, sino también con ostentaciones adicionales en una escala ascendente de intensidad. Para el observador humano, estas ostentaciones son progresivamente obvias en cuanto a su significado. Las nuevas componentes son añadidas una a una o en combinación: se abre la boca, la cabeza sube y baja con sacudidas cortas, se profieren sonidos característicos y las manos dan palmadas en el suelo. En este momento el mono combina todas estas componentes y quizás empiece a realizar pequeñas acometidas también, lo que probablemente sirva para efectuar un ataque (figura 8-3). El oponente responde retrayéndose o graduando sus propias ostentaciones. Estos intercambios hostiles juegan un papel clave en el mantenimiento de las relaciones de dominación en la sociedad de macacos rhesus.

Las ardillas revelan una hostilidad gradualmente creciente mediante movimientos de la cola que van desde un suave balanceo en sentido longitudinal hasta un violento temblor. Las aves indican a menudo sus tendencias agresivas ahuecando el plumaje o extendiendo las alas, movimientos que crean la ilusión temporal de ser mayores de lo que lo son en realidad. Diversas clases de peces consiguen la misma decepción extendiendo sus aletas o sus opérculos branquiales. Los lagartos erizan sus crestas, bajan sus papadas o hinchan sus flancos para dar una impresión de mayor tamaño. En resumen, cuanto más hostil sea el animal más probable será que ataque y mayor intente parecer. Semejante exhibiciones se acompañan con frecuencia de cambios graduales tanto en color como en vocalización, e incluso de la liberación escalonada de olores característicos. (Véase la figura 8-4).

La graduación de una forma u otra caracteriza a la mayor parte de categorías principales de comunicación en las sociedades animales. Las aves y los mamíferos transmiten una rica variedad de mensajes, algunos de los cuales tienen un significado cualitativamente distinto, mediante posturas que varían gradualmente y sonidos (Andrew, 1972). Las hormigas, para citar una clase muy distinta de organismos, liberan cantidades de sustancias de alarma que están en relación aproximada con el grado en que han sido estimuladas. Las hormigas de fuego depositan pistas olorosas en cantidades que reflejan tanto el hambre de la colonia como la riqueza del alimento hallado (Hangartner, 1969a; Wilson, 1971a). La amplificación de una señal puede obtenerse simplemente mediante un aumento

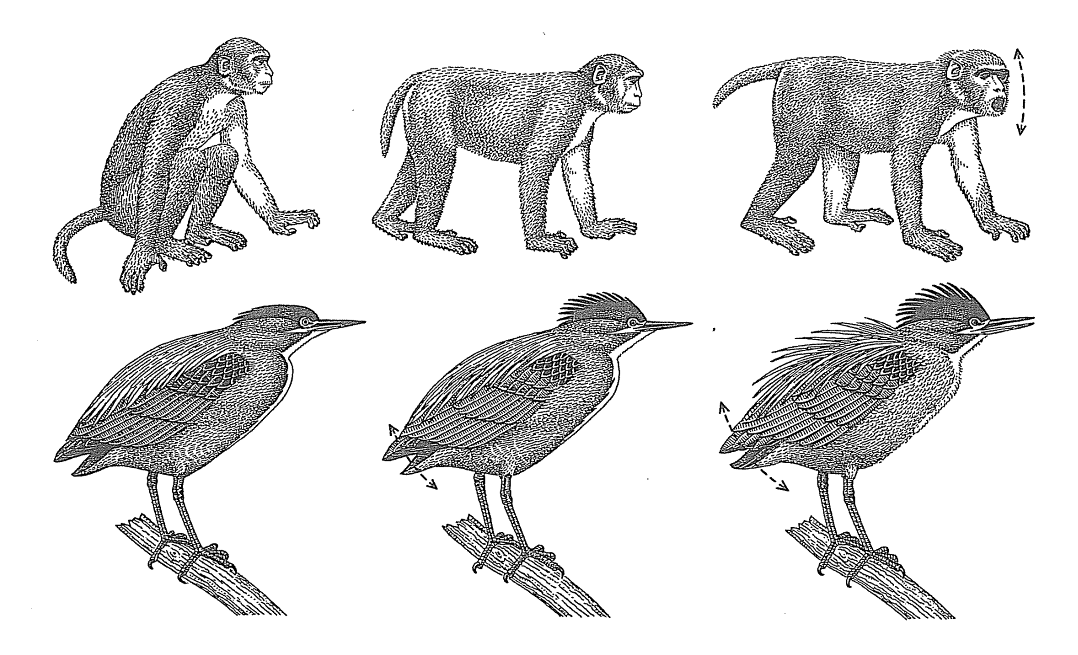


Figura 8-3
Señales graduadas en las ostentaciones agresivas del macaco rhesus (arriba) y de la garza verde (abajo). En el rhesus, lo que empieza como una ostentación de baja intensidad, con una mirada fija y dura (izquierda), se escalona gradualmente a medida que el animal se pone a cuatro patas (centro) y entonces, con la boca abierta, mueve su cabeza arriba y abajo (derecha) golpeando el suelo con las manos. Si el oponente no se ha retirado hasta este momento, el mono puede atacar. Una ostentación agresiva similarmente graduada es característico en la garza verde. Al principio, ésta levanta las plumas que forman su cresta y agita las de la cola (centro). Si el oponente no se retira, el ave abre el pico, levanta la cresta por completo, eriza su plumaje para dar impresión de mayor tamaño y agita su cola con violencia (derecha). Así pues, en ambos animales, cuanto más probable sea el ataque, más intensa será la ostentación agresiva. (Basado en Altmann, 1962a, y Meyerriecks, 1960; de Wilson, 1972b. De «Animal Communication» por E. O. Wilson. © 1972 por Scientific American, Inc. Reservados todos los derechos.)

gradual del gasto energético, movimientos, contracción melanofórica o de cualquier componente que contenga la información. O bien puede conseguirse añadiendo componentes totalmente nuevas. Un espectacular ejemplo de este segundo método lo presentan los cantos de asalto de ciertas aves (véase la figura 8-5).

EL PRINCIPIO DE ANTÍTESIS

Uno de los principios más generales de la comunicación animal fue notado por primera vez por Charles Darwin en *The expression of the emotions in man and animals* (1872) (Expresión de las emociones en hombre y animales). Calificado por él de Principio de Antítesis, puede expresarse de una manera muy simplificada por la siguiente dualidad: cuando un animal invierte sus intenciones, invierte la señal. Las antítesis de la señal están definidas con mayor brillantez por las interacciones agresivas. Un animal que se aproxime a otro de forma conciliadora, o que haya perdido la pelea e intente apaciguar al triunfador, usará posturas y movimientos que son la antítesis de las ostentaciones agresivas. La propia descripción de Darwin acerca de la señalización antitética en los perros (véase la figura 8-6) es gráfica y precisa:

Cuando un perro se aproxima a otro extraño o a un hombre con intenciones salvajes u hostiles, anda altivamente y muy tieso; su cabeza

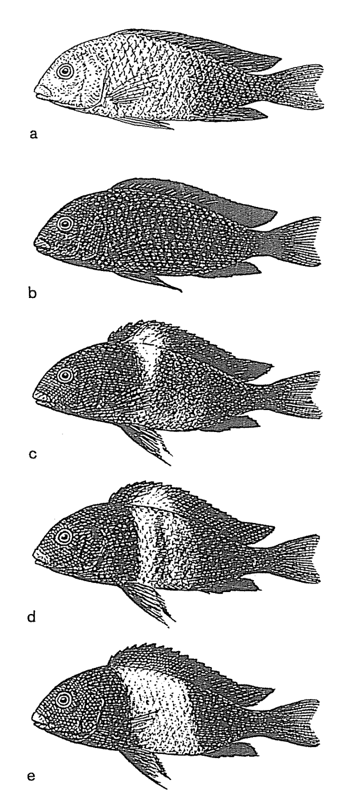


Figura 8-4
Señales graduadas en Tropheus moorei, *un pez cíclido endémico del lago Tanganica:* (a), *coloración asumida cuando el pez es asustado y fuertemente sometido;* (b), *coloración neutra;* (c-e), *creciente expresión de una banda amarilla alrededor de la parte media del pez que acompaña a la «danza temblante», utilizada tanto en el cortejo como en las señales apaciguadoras. (De Wickler, 1969a.)*

se levanta ligeramente o no se baja en exceso; la cola se mantiene erecta y completamente rígida; el pelaje se eriza, sobre todo a lo largo del cuello y del lomo; las orejas puntiagudas se dirigen hacia adelante y los ojos se clavan con fijeza. Estas acciones, como explicaremos luego, están originadas por las intenciones de atacar del animal a su enemigo, y son pues inteligibles en gran medida. Cuando se prepara para saltar sobre éste de forma salvaje, muestra los caninos y las orejas se pegan hacia atrás sobre la cabeza; pero estas últimas acciones no nos interesan aquí y ahora.

Supongamos que ahora el perro descubre de improviso que el hombre al que se aproxima no es un extraño, sino su propio dueño; observaremos lo total y rápidamente que cambia su actitud. En lugar de andar con altivez, el cuerpo baja por los cuartos delanteros, agachándose incluso, abandonándose a flexiones de éstos; la cola, en vez de hallarse tiesa y rígida, baja y se mueve de un lado a otro; su pelaje se alisa de forma instantánea; las orejas se aflojan y se echan hacia atrás, pero sin llegar a tocar la cabeza; y sus labios cuelgan despreocupadamente. Debido a la nueva postura de las orejas, los párpados se elongan y los ojos ya no aparecen desmesuradamente abiertos y fijos.

Cuando se comporta de una forma agresiva, una gaviota alarga el cuello hacia adelante, lo que constituye la intención de ritual por la que las aves indican la inminencia del picotazo a su enemigo. Pero en orden a apaciguar a un oponente, una gaviota gira su cabeza 90°. Dos de ellas que intenten conciliarse recíprocamente permanecerán juntas de costado o frente a frente, pero momentáneamente mirarán en direcciones opuestas (N. Tinbergen, 1960). Los machos dominantes de macaco rhesus enderezan sus colas y cabezas mostrando sus testículos bajándolos; los subordinados bajan sus colas y cabezas y suben sus testículos. Los machos dominantes también montan a sus subordinados en falsas cópulas rituales; los subordinados adoptan una postura como la de las hembras al ser cubiertas. Aun cuando estos ejemplos puedan multiplicarse indefinida-

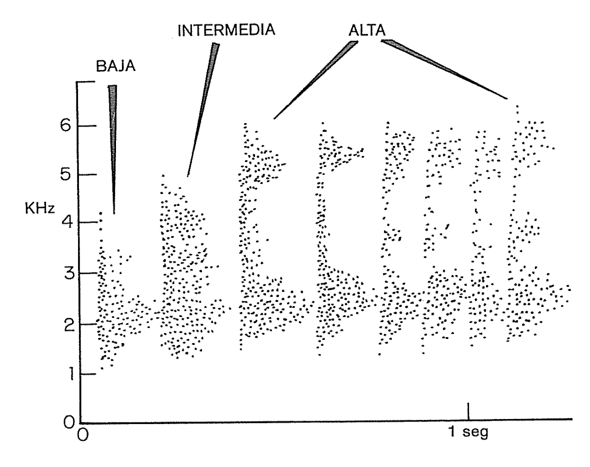


Figura 8-5
Intensificación del significado de una señal acústica por adición de componentes. Según se muestra en este espectrograma, la urgencia de la llamada de asalto en el mirlo común europeo (Turdus merula) *aumenta gradualmente por adición de frecuencias más altas. (Modificación de Andrew, 1961.)*

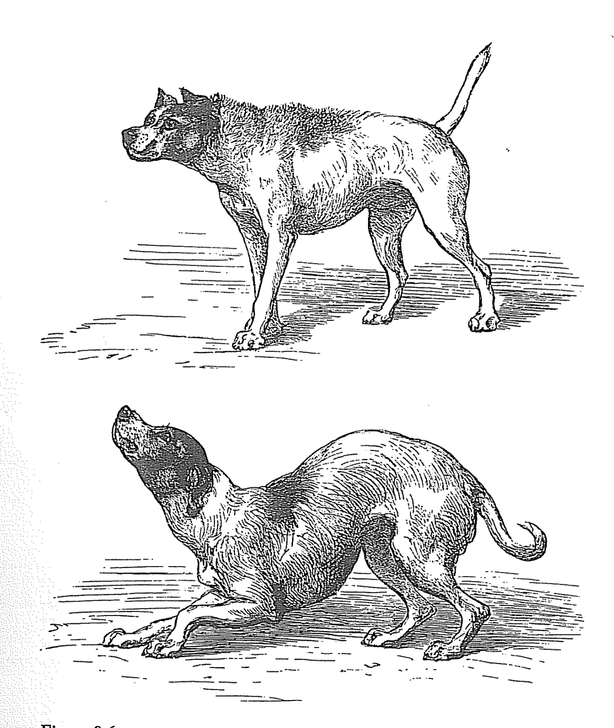


Figura 8-6
El principio de antítesis se ejemplifica en la figura de Darwin de 1872 acerca de las posturas agresivas en los perros. En la superior, el perro se aproxima a otro animal en una postura netamente agresiva. En la inferior puede verse al mismo perro en actitud conciliadora, en la que virtualmente todas las muestras de ostentación agresiva han desaparecido.

mente, no todas las ostentaciones de significado opuesto son también antitéticas en apariencia para el observador humano. Incluso las ostentaciones de apaciguamiento incorporan en ocasiones elementos totalmente nuevos no relacionados con una señalización hostil. Las hienas, por ejemplo, se abandonan a ostentaciones del pene para conciliarse entre sí; incluso las hembras están equipadas con unos falsos penes que usan de forma convincente (Kruuk, 1972). Roedores y primates usan los aseos mutuos, mientras que algunas aves y mamíferos revierten a la solicitación y otras posturas juveniles (Wickler, 1972a).

ESPECIFICIDAD DE LA SEÑAL

Los sistemas de comunicación de los insectos, de otros invertebrados y de vertebrados inferiores (como peces y anfibios), están característicamente estereotipados. Esto significa que para cada señal sólo existe una respuesta o muy pocas de ellas, que cada respuesta puede ser evocada por un número muy limitado de señales, y que la conducta señalizadora y las respuestas son casi constantes a lo largo de poblaciones enteras de la misma especie. Un ejemplo extremo de esta regla lo constituye el fenómeno de la atracción sexual química en las mariposas nocturnas. La hembra de la mariposa del gusano de seda atrae a los machos emitiendo diminutas cantidades de un alcohol complejo a partir de glándulas situadas en el extremo de su abdomen. La secreción se llama bombicol (del nombre de la mariposa, *Bombyx mori*), y su estructura química es *trans*-10-*cis*-12-hexadecadienol.

El bombicol es un agente biológico notablemente poderoso. De acuerdo con los cálculos efectuados por Dietrich Schneider y sus colaboradores del Instituto Max Planck de Fisiología Comparada en Seewiesen, Alemania, las mariposas del gusano de seda machos empiezan a buscar a las hembras cuando están inmersas en 14 000 moléculas de bombicol por centímetro cúbico de aire. Los primeros captan las moléculas mediante los 10 000 pelos sensoriales distintos que presentan en cada una de sus antenas plumosas. Cada pelo está inervado por una o dos células receptoras que van hasta el nervio interior principal y, en última instancia, a través de células nerviosas de conexión llegan hasta el centro. El hecho extraordinario que surgió de los estudios del grupo de Seewiesen es, que una sola molécula de bombicol es todo lo que hace falta para activar a una célula receptora. Además, la célula no responde a virtualmente ningún otro estímulo que no sea al de las moléculas de bombicol. Al ser activadas alrededor de 200 células en cada antena por segundo, la mariposa macho inicia su respuesta motora (Schneider, 1969). Estrechamente ligado por esta especifidad de señal extremada, el macho se comporta poco menos que como un cohete sexual guiado, programado para llegar a un gradiente creciente de bombicol con centro en el extremo del abdomen de la hembra, el principal objetivo de la vida del macho adulto.

Tales sistemas de comunicación altamente estereotipados son particularmente importantes en la teoría evolutiva debido al posible papel que puedan desempeñar en el origen de nuevas especies. De forma concebible, un pequeño cambio en la molécula sexualmente atractiva inducido por mutación genética, conjuntamente con el cambio correspondiente en el receptor de la antena, podrían desembocar en la creación de una población de individuos que estarían reproductoramente aislados de su linaje paterno. Roelofs y Comeau (1969) han aducido persuasivas evidencias acerca de la factibilidad de tales cambios mutacionales. Hallaron dos especies estrechamente relacionadas de mariposas nocturnas (miembros del género *Bryotopha*, en la familia de los Gelechiidae), cuyos atractivos sexuales feme-

ninos diferían tan sólo en la configuración de un solo átomo de carbono adyacente a un enlace doble. En otras palabras, los atractivos eran simplemente isómeros geométricos distintos. Los estudios de campo demostraron que no sólo los machos de *Bryotopha* responden únicamente al isómero de su misma especie, sino que también su respuesta es inhibida en caso de hallarse presente alguno de los isómeros pertenecientes a las otras especies. Un caso incluso más extremo, de hecho el último posible, ha sido reportado por Minks y col. (1973). Las dos especies de mariposas nocturnas tortrícidas *Adoxophyes orana* y *Clepsis spectrana,* utilizan los mismos dos isómeros *cis*-9- y *cis*-11-tetradecenil acetato como atractivo sexual femenino. Sin embargo, elaboran y liberan a los mismos en proporciones distintas, y las diferentes mezclas bastan para afectar a las respuestas de los machos y por tanto, aislar una especie de la otra.

Para cada caso de especifidad extrema existen otros casos en que las señales son compartidas por más de una clase de animal. Entre las mariposas nocturnas de las familias de los Saturniidae y de los Tortricidae, la especifidad de la feromona sexual existe a menudo a nivel de grupo de especies, lo que significa que los machos responden a las feromonas emitidas por las hembras tanto de su propia especie como de otras estrechamente relacionadas (Priesner, 1968; Sanders, 1971). Bajo condiciones naturales, la especie depende de otros tipos de mecanismos de aislamiento prezigótico para evitar la hibridación, en particular diferencias en los hábitats predilectos, estaciones de emergencia y períodos de máxima actividad reproductora.

Otras clases de señales se sabe que no están claramente designadas para determinar especifidad. Las sustancias de alarma de las hormigas, termes y abejas sociales están formadas por una asombrosa diversidad de terpenos, hidratos de carbono y ésteres, la mayoría de los cuales tienen pesos moleculares bajos. A pesar de que difieren en composición y proporcionalidad de una a otra especie, son generalmente activos a lo largo de amplios grupos taxonómicos. Cuando una abeja obrera inquieta descarga acetato de isoamilo o 2-heptanona, alarma no sólo a sus compañeras de nido sino a cualquier hormiga o termes que se halle en las proximidades. Este fenómeno es precisamente lo que esperaría el evolucionista. La soledad no es un requerimiento para la comunicación de la alarma, y cuando la comunicación se acopla a un comportamiento agresivo interespecífico, las señales debería esperarse que afectaran tanto a los enemigos como a los compañeros de nido. Las mismas diferencias en cuanto a la amplitud de la actividad se encuentran entre los sistemas de comunicación de las aves y están sujetas a la misma explicación. Las ostentaciones territoriales y de cortejo, incluyendo los cantos de advertencia, están característicamente elaborados y son distintivos de la especie. Su excepcional complejidad y modelo reiterativo son de hecho los motivos por los que los seres humanos los consideran bellos. Pero la estética no es una consideración primaria para las aves. Las ostentaciones bastan, en la gran mayoría de los casos, para aislar a los miembros de cada especie de ave de las restantes que crían en la misma área. Donde se produce el «fallo», ya redunde en un combate territorial interespecífico o en híbridos, está usualmente limitado a especies estrechamente relacionadas y con más frecuencia a aquellas que han llegado a un fuerte contacto sólo en los tiempos geológicos más recientes. En contraste, las llamadas de asalto de las aves pequeñas, que se unen a otras para cooperar en la expulsión de un depredador de las vecindades, son muy similares de una especie a otra y son comprendidas por todas. La gaviota (familia de los Laridae) proporciona un excelente ejemplo de la regla de especifidad. La secuencia de las ostentaciones de cortejo de cada especie simpátrida es distintiva: en una especie la llamada larga es seguida por el maullido, mientras que en otras el agachamiento es anterior a la llamada larga, y así sucesivamente. Las formas precisas de las componentes por separado también cambian. Durante los largos cambios conducentes a la formación de la pareja, estas señales hacen poco probable que alguna gaviota escoja a su cónyuge en la especie equivocada. En contraste, las ostentaciones agresivas y las de apaciguamiento son de ejecución simple y uniformes entre las especies. De forma muy paralela, las llamadas de espaciamiento entre grupos y las de reunión dentro del grupo en *Cercopithecus* son específicas de la especie, pero las de alarma son relativamente constantes y pueden distinguirse de una especie a otra (Marler, 1973).

Aunque exista mucha convergencia de señales en las interacciones agresivas, no hay un código universal al que suscribir todas las especies de un grupo. En los mamíferos por ejemplo, hallamos un comportamiento apaciguador que sigue la misma forma especie tras especie: el animal tiende a agacharse, a menudo exponiendo su flanco o su vientre girando sobre sí mismo. Konrad Lorenz sugirió que en algunos mamíferos como el perro, la exposición de estas vulnerables partes cancela el impulso agresivo del oponente. Con todo, la postura de panza arriba no significa invariablemente sumisión. Entre las musarañas esto significa hostilidad, y con razón, ya que la mejor posición de combate de estos animales es sobre la espalda (Ewer, 1968). Hay dos puntos que deberían concretarse: el primero es que la evolución es totalmente oportunista y no está limitada por ninguna regla dirigida hacia una meta, no importa lo intuitivamente atrayente que pueda aparecer; el segundo es que las conductas de ostentación se hallan entre las más lábiles, evolutivamente hablando, de todos los rasgos fenotípicos.

ECONOMÍA DE LAS SEÑALES

Según una evaluación por las reglas humanas, el número de señales empleadas por cada especie animal parece estar severamente limitada. En orden a establecer alguna medida cuantitativa de esta generalización, vamos a definir una señal como cualquier comportamiento que transmita información de un

individuo a otro, independientemente de que también sirva a otras funciones. La mayor parte de la comunicación en animales está mediada por las ostentaciones, que son formas de conducta que se han especializado en el transcurso de la evolución para transmitir información. En otras palabras, una ostentación es una señal que ha sido cambiada de forma que únicamente mejore su función como señal. La llamada de advertencia de un ave canora hacia un halcón, las secuencias de parpadeos hostiles de un babuino macho, la danza en zigzag de un gasterósteo macho en cortejo y la liberación de atractivos sexuales por parte de una mariposa nocturna hembra, constituyen ejemplos de ostentaciones. Centrando nuestra atención momentáneamente en las ostentaciones, podemos delimitar un conjunto de señales, las más importantes y fácilmente diagnosticables. En recientes estudios de campo se ha establecido el hecho curioso de que incluso los vertebrados más altamente sociales no poseen más que 30 ó 40 ostentaciones separadas en todo su repertorio. Los datos compilados por Martin H. Moynihan (véase la tabla 8-1) indican que, en la escala de los vertebrados, el número de ostentaciones varía de unas especies a otras según factores de sólo tres o cuatro. Para ser más precisos, el número oscila entre un mínimo de 10 para ciertos peces hasta un máximo de 37 en el macaco rhesus, uno de los primates más próximos al hombre en cuanto a complejidad de la organización social. El pleno significado de esta regla de inflexibilidad relativa aún no está claro. Pudiera ser que el número máximo de ostentaciones que cualquier animal necesita en orden a ser completamente adaptativo en todo ambiente ordinario, incluso en uno social, oscila entre 10 y 40. O también podría ser, según ha sugerido Moynihan, que cada número represente la mayor cantidad de diversidad de señales que el cerebro de un animal pueda manejar con eficiencia en las rápidamente cambiantes interacciones sociales. La hipótesis de Moynihan incluye un ingenioso modelo de vuelco evolutivo en las señales, y es que el número empleado por una especie en cualquier momento dado del tiempo evolutivo representa un equilibrio dinámico. A medida que las ostentaciones antiguas declinan, quizás en competición con las nuevas que son más eficientes transmitiendo la misma información, puede esperarse que lleguen a estar ligados como componentes con otra ostentación o que incluso lleguen a ser progresivamente raros y exagerados en cuanto a forma. Es también generalmente cierto, como hiciera notar Marler (1965), que las ostentaciones más estereotipadas y complejas de los primates son las más raras en cuanto a incidencia. Los ejemplos incluyen los ruidos tamborileantes en chimpancés y los golpeteos de pecho en gorilas. Hay una curiosa analogía de este principio con la ley de Zipf referente a la lingüística humana: cuanto más larga es la palabra, con menor frecuencia es utilizada.

En la extensión de su diversidad de señales, los vertebrados están muy próximos a los insectos sociales, sobre todo abejas y hormigas (Butler, 1969; Wilson, 1971a). El número de categorías de señales conocidas dentro de una especie de estos insectos cae entre 10 y 20. La abeja ha sido el insecto social más cuidadosamente estudiado. Aparte de la danza contoneada, sus actos comunicativos conocidos están primariamente mediados por las feromonas, las fuentes glandulares de las que hemos puesto de manifiesto mucho en la actualidad. Otras señales incluyen indicaciones táctiles involucradas en el intercambio nutritivo y varias danzas que son distintas, en cuanto a forma y función, de la contoneada. La hormiga de fuego, *Solenopsis invicta*, otra especie relativamente bien estudiada, presenta una mezcla comparable de ostentaciones químicas y táctiles (tabla 8-2). Es una nueva realidad el que los insectos no sociales poseedores de sistemas de comunicación excepcionalmente complicados, como por ejemplo los grillos (Alexander, 1961), presentan casi tantas ostentaciones como los insectos sociales, aun cuando los sistemas sirvan para menos funciones.

La simplicidad relativa de las señales en algunas categorías

Tabla 8-1

Número de ostentaciones de especies de vertebrados. (De Moynihan, 1970a.)

Especie	Número de ostentaciones
Peces	
Olomina *(Poecilia reticulata)*	15
Gasterósteo de diez espinas *(Pygosteus pungitius)*	11
Gobio de río *(Cottus gobio)*	10
Badis *(Badis badis)*	26
Inculcador bucal *(Tilapia natalensis)*	21
Rodador *(Lepomis gibbosus)*	15
Aves	
Ánade real *(Anas platyrhynchos)*	19
Skúa *(Catharacta skua)*	18
Gaviota *(Larus modestus)*	28
Avetoro verde americano *(Butorides virescens)*	26
Focha americana *(Fulica americana)*	25
Carbonero común *(Parus major)*	17
Pinzón vulgar *(Fringilla coelebs)*	25
Gorrión común *(Passer domesticus)*	15
Gorrión de lomo verde *(Arremenops conirostris)*	21
Tirano occidental *(Tyrannus tyrannus)*	18
Mamíferos	
Ratón de patas blancas *(Peromyscus maniculatus)*	16
Perrillo de las praderas colinegro *(Cynomys ludovicianus)*	18
Ciervo uvapití *(Cervus canadensis)*	26
Gacela de Grant *(Gazella granti)*	25
Turón europeo *(Mustela putorius)*	25
Coati *(Nasua narica)*	17
Lémur de cola anillada *(Lemur catta)*	34
Mono de noche *(Aotus trivirgatus)*	16
Tamarín de nuca leonada *(Saguinus geoffroyi)*	32
Tití ceniciento *(Callicebus moloch)*	27
Macaco rhesus *(Macaca mulatta)*	37

Tabla 8-2
Categorías de comunicación conocidas entre las obreras de la hormiga de fuego importada Solenopsis invicta. *(Modificación de Wilson, 1962a.)*

Estímulo	Transmisión	Respuesta
Olor nidal	Química	Ninguna; si el olor no se perturba
Contacto casual con las antenas o el cuerpo	Táctil	Giro hacia el movimiento o aumento de movimiento no dirigido
Vibración abdominal	Sonido procedente de la estridulación	Función desconocida
Atractivos de la superficie corporal	Química	Aseo oral
Dióxido de carbono	Química	Enjambrazón y excavación
Petición de alimento líquido	Táctil	Regurgitación
Regurgitación	Química, al menos en parte	Alimentación
Emisión de sustancia por la glándula de Dufour como pista	Química	Atracción, seguida de movimiento según la pista; usada en la búsqueda en masa de comida y en la emigración de la colonia
Emisión de sustancia de la glándula de Dufour durante el ataque	Química	Atracción hacia la obrera molestada
Emisión de sustancia cefálica	Química	Comportamiento de alarma

de ostentaciones ha desembocado en espectaculares ejemplos de evolución paralela y convergente. Los camaleones auténticos, pertenecientes a la familia de los Chamaeleontidae, y los falsos, formados por *Anolis* y otros géneros próximos de la familia Iguanidae, han convergido en muchos aspectos como parte de una adaptación mutua a una existencia diurna y arbórea. En particular, comparten una forma distintiva de ostentación agresiva visual: el cuerpo se aplana y se presenta de lado, el saco gular se dilata, la boca se abre, todo el cuerpo se sacude y la cabeza es movida arriba y abajo (Kästle, 1967). Las hienas y cánidos sociales (lobos, perros salvajes) han convergido fuertemente en cuanto a estructura social, a pesar de que los antepasados comunes se remontan a principios del Terciario y las primeras están más estrechamente relacionadas con los felinos y vivérridos que con los cánidos. Las señales efectuadas con la cola y las posturas del cuerpo usadas en la comunicación también son notablemente similares (Kruuk, 1972).

La falta general de diversidad de señales en la comunicación animal contrasta espectacularmente con la aparentemente infinita productividad del lenguaje humano. Con todo, existen ciertos paralelismos intrigantes entre el hombre y otros organismos. Las señales paralingüísticas de cada cultura humana, incluyendo los gestos con las manos y los arqueos de cejas, son ampliamente comparables en cuanto a número con las ostentaciones de los animales; el hombre medio usa alrededor de 150-200 de estos gestos típicos «no verbales» mientras se comunica. La estructura sónica del lenguaje está basada en un número de fonemas que oscila entre 20 y 60, variando de acuerdo con la cultura. Quizás 60 sea el número de fonemas que represente el máximo de vocalizaciones simples discretas que el oído puede distinguir, mientras que son 30 ó 40 las ostentaciones máximas que un animal puede distinguir con eficiencia. El lenguaje humano está creado por la secuenciación de estos sonidos según una jerarquía creciente de morfemas, palabras y sentencias, lo que presenta la suficiente redundancia como para hacerlos distinguibles.

EL INCREMENTO DE INFORMACIÓN

Aunque el número de ostentaciones catalogadas por los etólogos sea de 50 por especie o menos, el número actual de mensajes pudiera ser mucho mayor. En los sistemas más simples, una ostentación puede tener únicamente un significado, no permitiéndose los matices. La comunicación sexual en los insectos y en otros invertebrados resulta ser a menudo de este tipo. El gemido de un mosquito hembra en vuelo, el destello ultravioleta de las alas de una mariposa macho del azufre, la liberación de *cis*-11-tetradecenil acetato por parte de una polilla enrolladora de hojas, son hechos que sólo suceden en un contexto y dirigen el mensaje inalterable único de la advertencia sexual. Sin embargo, en algunos sistemas de invertebrados y en la gran mayoría de los vertebrados, el número de mensajes que pueden ser dirigidos por una señal es aumentado por mecanismos de enriquecimiento. La señal puede ser graduada; puede combinarse con otras señales ya sea simultáneamente o en varias secuencias para proporcionar un nuevo significado; o puede variarse en cuanto a significado de acuerdo con el contexto ambiental. Los extremos de enriquecimiento se han hallado, como podía esperarse, en los primates superiores. Para ir más lejos, el concepto elemental de desencadenador social, desarrollado por primera vez en estudios de comportamiento sexual y agresivo en aves e insectos, ha tendido a romperse de forma más dramática en mamíferos, sobre todo primates superiores. Una completa comprensión de la comunicación animal depende de un relato sistemático de los mecanismos de enriquecimiento, pudiendo verse a continuación una breve versión de los mismos.

Ajuste del tiempo de desvanecimiento

Cualquier señal que se vea limitada en el tiempo y el espacio proporciona, de una forma potencial, información acerca de ambos parámetros. Una llamada de alarma ante un depredador designada a ocultar la posición del que efectúa la señal

transmite solamente la información de que un elemento perturbador ha entrado en el campo visual del observador. En contraste, una llamada de advertencia territorial, la cual puede ser fácilmente localizada, conduce tanto al desafío como a la ubicación de una parte del territorio. Este mecanismo general de enriquecimiento es especialmente claro en los casos de comunicación química. El intervalo que media entre la descarga de la feromona y el total desvanecimiento de su espacio activo puede ajustarse en el transcurso de la evolución alterando la proporción Q/K, o sea, la relación entre la cantidad de feromona emitida (Q) y la concentración umbral a la que responde el animal receptor (K). Q se mide por el número de moléculas liberadas o por el de las emitidas por unidad de tiempo, mientras que K lo es en moléculas por unidad de volumen (Bossert y Wilson, 1963). Donde la localización del señalizador sea notable, la tasa de transferencia de información puede aumentarse disminuyendo la emisión (Q) o aumentando la concentración umbral (K), o ambas. Este ajuste logra un tiempo de desvanecimiento más corto y permite señales más rigurosamente precisas en el tiempo y en el espacio. Una proporción Q/K más baja caracteriza a los sistemas de alarma y a los de pistas. En caso de feromonas ingeridas, la duración de la señal puede acortarse por desactivación enzimática de las moléculas. Cuando Johnston y col. (1965) trazaron el metabolismo del ácido radiactivo *trans*-9-queto-2-decenoico suministrado a abejas obreras hallando que, en 72 horas, más del 95 % de la feromona había sido convertida en sustancias inactivas compuestas por ácido 9-quetodecanoico en su mayor parte, así como 9-hidroxidecanoico y 9-hidroxi-2-decenoico.

Incremento de la distancia de la señal

Si una parte del mensaje consiste en la localización del que lo emite, la información de cada señal aumenta según el logaritmo del cuadrado de la distancia a través de la que viaja la señal. En los sistemas químicos, esto constituye el espacio activo, o sea, el espacio dentro del cual la concentración de la feromona está en, o por encima de la concentración umbral, por el que debe expandirse. Puede conseguirse un aumento del espacio activo ya sea por un aumento de Q o una disminución de K. Esto último es más eficaz, ya que K puede alterarse según muchos órdenes de magnitud mediante cambios en la sensibilidad de los quimiorreceptores, mientras que un cambio comparable en Q precisa de enormes aumentos o disminuciones de la producción de feromona y de la capacidad de los reservorios glandulares. La reducción de K ha sido especialmente prevalente en la evolución de las feromonas sexuales de los insectos que van por el aire, donde las concentraciones umbrales son a veces del orden de sólo unos pocos cientos de moléculas por centímetro cúbico. Cuando la feromona es expelida a sotavento, se requiere una cantidad relativamente pequeña para crear espacios muy activos a distancia, ya que la orientación puede conseguirse por anemotactismo, o movimiento a favor o en contra del viento, antes que mediante un movimiento más laborioso arriba o abajo del gradiente oloroso. En consecuencia, Q puede mantenerse en unos límites bajos. La tasa de transferencia de información es mantenida baja, en el sentido de que las señales no pueden dispararse o suprimirse con la misma rapidez. Pero la cantidad total de información eventualmente transmitida aumenta, pues un muy pequeño foco de emisión puede ser apuntado dentro de un espacio muy grande.

El señalizador puede identificar también la localización de un objeto en el espacio. Cuando un centinela de babuino macho alerta a su tropa, los miembros de ésta lo observan primero, siguiendo entonces la dirección de su mirada en un intento de localizar el estímulo perturbador (Hall y DeVore, 1965). La carrera en línea recta en la danza contoneada de la abeja conduce a una detallada información de la ubicación de los focos de emisión, siendo por tanto más eficaz que la danza circular, que alerta simplemente a las abejas acerca de la existencia de algún alimento cerca del nido (von Frisch, 1967).

Aumento de la duración de la señal

Cuando una señal es emitida de forma continua, la cantidad potencial de información transferida aumenta incluso con el tiempo. Las estructuras anatómicas utilizadas en el cortejo son ejemplos de señales sostenidas con más o menos esfuerzo. Las astas de un ciervo macho, el trasero dilatado de una hembra capaz de ser fecundada en los chimpancés y las patas vivamente coloreadas de una garza macho sexualmente activo difunden continuamente el status reproductivo de sus propietarios. Las señales olorosas dejadas por los mamíferos territoriales también emiten continuamente y además, a medida que la sustancia olorosa se debilita por difusión o cambia químicamente, su concentración proporciona una mayor información acerca de la edad de la señal y de la probabilidad de que el que la ha dejado se halle aún en las proximidades.

Las estructuras hechas por los animales pueden dar una indicación de la fuente de señales más duradera que cualquier otra. Semejante comunicación podría denominarse *sematectónica,* del griego *sema* (señal, rastro) y *tekton* (constructor). Este término es más recomendable que el de estigmergia («incitación al trabajo») o comunicación estigmérgica, usado por Grassé al referirse específicamente a la dirección del trabajo efectuada por los insectos sociales a través de las evidencias del trabajo antes realizado, incluyendo el caso especial de la conducción del trabajo adicional.

Los estudiosos de los insectos sociales han estado al tanto de la comunicación sematectónica durante casi dos centurias. Pierre Huber (1810) dijo de la construcción del nido en la hormiga *Formica fusca;* «De estas observaciones, así como de miles de ellas, estoy convencido de que cada una actúa independientemente de sus compañeras. La primera que da con un plan de fácil ejecución produce inmediatamente el croquis del mismo; las otras sólo deben continuar en la misma tónica, guiadas por una inspección de los primeros esfuerzos». Un ejemplo más moderno y explícito del principio de Huber es

el proporcionado por el trabajo cooperativo de las hormigas del género *Oecophylla*. Estos insectos son totalmente arborícolas, construyendo sus nidos de hojas que mantienen juntas mediante una secreción larvaria pegajosa. Para hacer la pared del nido es necesario que grupos de obreras junten las hojas simultáneamente con otras que mueven las larvas arriba y abajo al igual que una lanzadera animada. ¿Cómo se consigue la cooperación? La solución, descubierta por Sudd (1963), involucra una simple forma de comunicación sematectónica. Como puede verse en la figura 8-7, las obreras trabajan independientemente en sus primeros intentos para doblar las hojas hacia arriba o hacia abajo. Cuando se consigue el éxito por parte de una o más de ellas en cualquier parte de la hoja, las otras obreras de la vecindad abandonan sus propios esfuerzos y se reúnen. Otros ejemplos de comunicación sematectónica, con una discusión de su papel en la organización de la vida de los insectos sociales en general, son proporcionados por Wilson (1971a).

La comunicación sematectónica no está limitada por ningún medio a los insectos sociales. Cuando las larvas de las avispas eumeninas que habitan en los tallos pupan, sus cuerpos deben estar alineados de forma que apunten hacia el extremo más externo y abierto del hueco del tallo. Si apuntan accidentalmente hacia la dirección opuesta, los insectos adultos recién surgidos intentan ahondar hacia abajo y a lo largo de la parte interna del tronco, hacia el tallo del arbusto o árbol, falleciendo en el proceso. ¿Cómo sabe la larva la correcta posición a que encararse cuando está a punto de convertirse en pupa? Kenneth Cooper (1957) halló que la avispa hembra proporciona la información necesaria a su prole cuando construye la celda en el hueco del tallo. Da a la pared terminal que conduce al exterior unas textura y concavidad distintas a las de la pared que va al interior, hacia el tronco del árbol. Las larvas, instintivamente, usan esta información para orientar su cuerpo en la pupación, aun cuando jamás hayan tenido un contacto directo con la madre o acceso de ningún tipo al mundo exterior. Cooper fue capaz de cambiar la orientación de las larvas a voluntad colocándolas en tallos artificiales que contenían celdas de construcción deliberadamente variada.

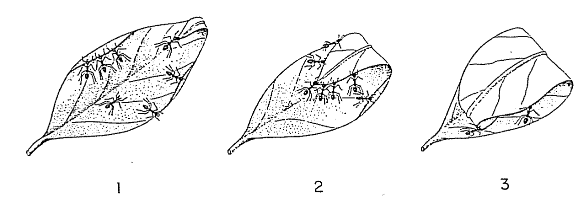


Figura 8-7
Iniciación de la construcción cooperativa del nido en las hormigas del género Oecophylla. *Cuando las obreras intentan por primera vez curvar una hoja (izquierda), se diseminan por su superficie y tiran de los bordes mientras puedan agarrarlos. Una de las partes (en este caso el extremo) puede moverse con mayor facilidad que las otras, y el éxito inicial atrae a otras obreras que unen sus esfuerzos, abandonando el resto del margen de la hoja (centro). El resultado es un enrollamiento de la hoja de la forma (derecha) que puede verse con frecuencia en los nidos de* Oecophylla. *(De Sudd, 1963; tomado de* Science Journal, *Londres, incorporando* Discovery.)

La mera visión de los nidos construidos por otros animales también puede adquirir función comunicativa. Los machos adultos del cangrejo *Ocypode saratan* construyen unos peculiares complejos arquitectónicos en su hábitat arenoso, consistiendo cada unidad en una pirámide de tierra excavada, un camino, un vestíbulo y un refugio en espiral (figura 8-8). Las moradas construidas por otros miembros de la misma especie no son en espiral y carecen de pirámide. Los experimentos de Linsemar (1967) mostraron que los complejos representan «señales petrificadas de ostentación» que fuerzan a otros machos a construir sus propias moradas a una distancia mínima de 134 cm. Las hembras adultas son atraídas por las pirámides y las usan para hallar las moradas en espiral, que sirven como lugar de apareamiento. La estructura parece usarse estrictamente para comunicación. Los machos las ocupan por un período comprendido entre los cuatro y los ocho días, durante el cual no se alimentan.

Graduación

Siendo iguales todas las demás circunstancias, los mensajes graduados proporcionan más información que los discretos equivalentes. Consideremos el caso posible más simple, en el que cada señal discreta se compara con una sola señal seleccionada a partir de un punto en un gradiente. La señal discreta puede sólo existir o no. En ausencia de señales alternadas en la misma categoría del mensaje, proporciona como mucho un bit de información. La señal graduada, en contraste, existe o no, y cuando se da designa un punto del gradiente. El número adicional de bits de información rendidos es función del logaritmo del número total de puntos del gradiente que pueden ser discriminados. Supongamos ahora que dos sistemas que están siendo comparados son: 1) un conjunto de señales discretas distribuidas según un gradiente que vaya, digamos, de 1 a 10 en una escala de intensidad creciente, y 2) una señal que varíe continuamente distribuida a lo largo de la misma escala. Sea la precisión de la emisión y de la recepción la misma en ambos casos. Puede demostrarse que el sistema que varía continuamente llevará siempre más información que el dividido en intervalos discretos. Este principio puede verse con mayor claridad comparando la danza contoneada de la abeja, que es un sistema que varía continuamente, con un sistema equivalente imaginario dividido en mensajes discretos. Sabemos que debido a errores tanto en la danza como en la ejecución de los vuelos exteriores dirigidos por la danza, la cantidad de información conducida alrededor de la dirección es más bien limitada, consistiendo en más o menos cuatro bits. Esto equivale a precisar cualquier meta dentro de uno u otro de los 2^4, ó 16

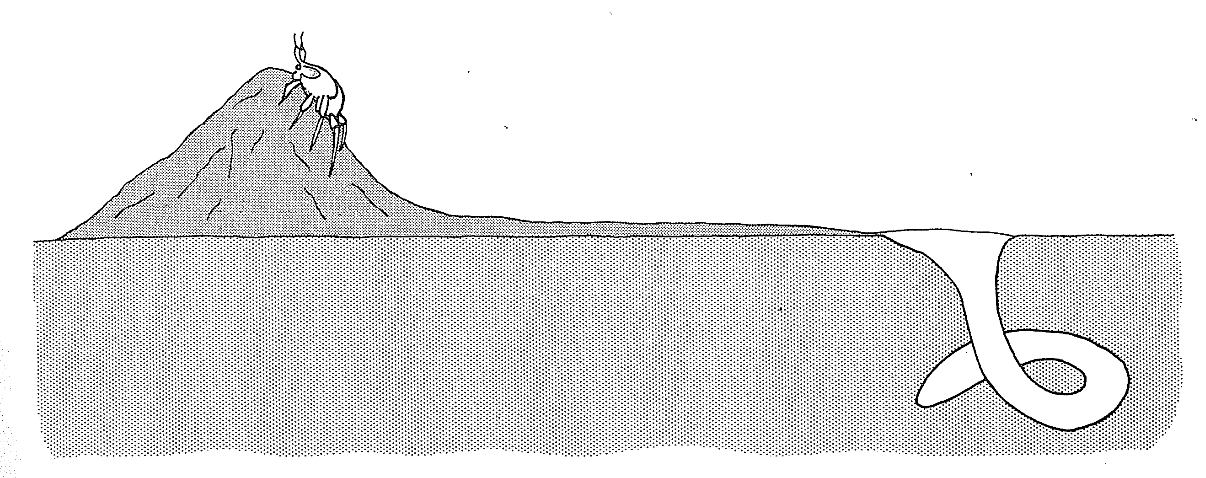


Figura 8-8

Comunicación sematectónica en el cangrejo Ocypode saratan, *que se basa en una elaborada estructura construida en la arena por los machos adultos. La pirámide de arena de la izquierda está conectada por un camino con el vestíbulo superficial y la madriguera en forma de espiral de la derecha. La sola visión de estos complejos repele a los otros machos y atrae a las hembras. (Tomado de Linsenmair, 1967.)*

sectores del cuadrante equiprobables. Supongamos que el sistema competidor imaginario tiene 16 señales discretas representando a los mismos sectores del cuadrante. Si la precisión de la transmisión es la misma que en una auténtica danza de balanceo, la información transmitida será menor que cuatro bits por danza. A esto se debe el que algunas de las abejas vayan a parar inevitablemente a sectores distintos del designado por la señal, y la probabilidad y grado de sus errores debería entonces traducirse a bits, deduciéndose de los cuatro que representan el máximo en un sistema discreto perfecto.

Los mensajes de señales graduadas pueden variar no sólo en intensidad sino también en significado cualitativo. Las obreras de la hormiga agricultora *Pogonomyrmex badius* reaccionan de formas muy distintas ante su principal sustancia de alarma, la 4-metil-3-heptanona, que es liberada por el reservorio de la glándula mandibular cuando las hormigas se ven perturbadas. Las obreras responden a unas concentraciones umbrales medias de 10^{10} moléculas por centímetro cúbico moviéndose simplemente hacia la fuente olorosa. Cuando es alcanzada una zona de concentración uno o más órdenes de magnitud superior a esta cantidad, las hormigas entran en una alarma frenética. Si las hormigas son expuestas entonces a altas concentraciones durante más de uno o dos minutos, muchas dejan de observar un comportamiento de alarma para pasar a otro de excavación.

Señales compuestas

Combinando señales es posible darles otro significado. El límite superior teórico del mensaje combinatorio es el «conjunto de fuerzas» de todas sus componentes, o el conjunto de todas las combinaciones posibles de subconjuntos. Así pues, si *A*, *B* y *C* son tres señales discretas, cada una con un significado distinto, y cada combinación produce aún un mensaje más, el conjunto total de mensajes posibles es el conjunto de fuerzas compuesto por siete elementos: *A*, *B*, *C*, *AB*, *AC*, *BC* y *ABC*. Ninguna especie animal se comunica precisamente de esta forma, pero en muchos ejemplos impresionantes las señales conspicuas son usadas efectivamente en combinaciones distintas para proporcionar significados distintos. Un caso de la familia Equidae que abarca tanto señales discretas como graduadas es el que puede verse en la figura 8-9. Una cebra u otro équido exhibe hostilidad bajando las orejas hacia atrás y amistad levantándolas hasta la verticalidad (señales discretas). En ambas posturas, la intensidad viene indicada por el grado en que se abre la boca simultáneamente (señal graduada). La hembra es capaz de producir una tercera señal añadiendo dos componentes más: cuando está lista para aparearse, se presenta al macho con la cara amenazadora, pero levanta los cuartos traseros y mueve la cola hacia un lado.

La comunicación química, al igual que la visual, puede producir con facilidad mensajes compuestos. Muchas especies de insectos y mamíferos poseen glándulas exocrinas múltiples, cada una de las cuales produce feromonas con un significado

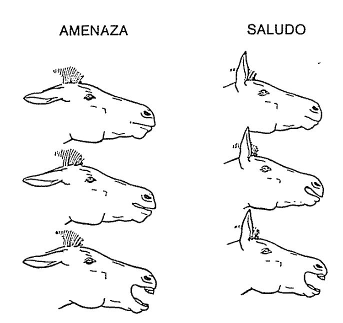
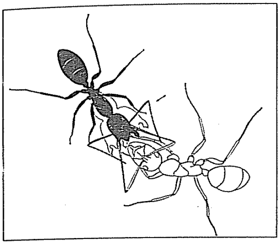


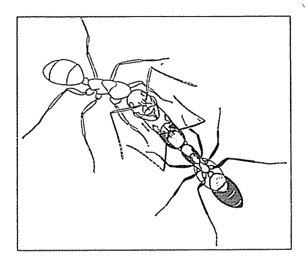
Figura 8-9
Comunicación facial compuesta en las cebras (Equus burchelli). *La amenaza se manifiesta bajando las orejas (señal discreta) y abriendo la boca cada vez más para indicar magnitudes crecientes de hostilidad (señal graduada). Al saludar amistosamente, la cebra abre la boca de forma variable de la misma forma, pero en esta ocasión, las orejas apuntan hacia arriba. (Modificación de Trumler, 1959.)*

diferente. Kullenberg (1956), por ejemplo, halló que las hembras de ciertas avispas aculeadas liberan atractivos simples por la cabeza que actúan en concierto con los excitantes sexuales emitidos por el abdomen. Distintas sustancias con diferentes significados también pueden ser generadas por la misma glándula. Un mínimo de 32 componentes han sido encontradas en la cabeza de la abeja reina, incluyendo metil 9-quetodecenoato, metil 9-queto-2-decenoato, ácido nonoico, ácido decanoico, ácido 2-decenoico, ácido 9-quetodecanoico, ácido 9-hidroxi-2-decenoico, ácido 10-hidroxi-2-decenoico, ácido 9-queto-2-decenoico y otros (Callow y col., 1964). La mayor parte, si no todas, se hallan presentes en la secreción de la glándula mandibular. El significado biológico de la mayoría de estas sustancias se desconoce aún. Algunas son, sin lugar a dudas, precursoras de las feromonas, pero al menos 2 son conocidas como feromonas de efectos contrastantes. La primera, el ácido 9-queto-2-decenoico, es básicamente un inhibidor. Operando conjuntamente con esencias adicionales producidas en cualquier otra parte del cuerpo, reduce la tendencia de las abejas obreras a construir celdas reales y a criar a nuevas reinas, quienes serían las rivales de la reina madre. También inhibe el desarrollo ovárico de las obreras para evitar que entren en disputa con ésta última. La segunda feromona de la glándula mandibular, el ácido 9-hidroxi-2-decenoico, causa el agrupamiento y la estabilización de los enjambres de obreras, ayudando a guiarlas de un punto de anidamiento a otro (Butler y col., 1964). En el castóreo del castor también se encuentra una rica mezcla de productos químicos. Se han identificado en él 45 sustancias, incluyendo una sorprendente variedad de alcoholes, fenoles, quetonas, ácidos orgánicos y ésteres, así como salicilaldehído y castoramina ($C_{15}H_{23}O_2N$) (Lederer, 1950). Aunque no se haya demostrado todavía ninguna función en el comportamiento, es probable que una deliberada prueba de la idea revele algunas de las sustancias de las feromonas. De hecho, el naturalista americano Ernest Thompson Seton, especuló en una ocasión que los postes impregnados de castóreo sirven de «telegramas de empanadas de barro» mediante los cuales se comunican los castores.

Existen unos pocos ejemplos de feromonas que adquieran significados adicionales o incluso distintos al presentarse en combinación. Cuando se liberan cerca de obreras de hormigas de fuego, las secreciones de las glándulas cefálicas y de Dufour causan comportamientos de alarma y atracción, respectivamente; al ser expelidas simultáneamente por una obrera muy excitada, causan un comportamiento de alarma orientado. Las obreras de abeja confinadas muy cerca de la reina durante horas adquieren olores de ella que, posiblemente en combinación con su propia sustancia de reconocimiento, les causa el ser atacadas por sus compañeras de nido (Morse y Gary, 1961).

Entre los vertebrados especialmente, las señales transmitidas a través de canales sensoriales distintos se combinan a menudo de forma que aumentan la información. En algunos casos las señales son simplemente redundantes: el silbido del camaleón, por ejemplo, simultáneamente con las vibraciones de su cuerpo, y la ostentación de estiramiento de un airón nival que está emitiendo su canto de cortejo; en ambos casos, la precisión de su mensaje se ve incrementada, aun cuando las combinaciones no añadan nuevos significados que no estén ya presentes en los elementos por separado. Las componentes en diversas modalidades pueden ser añadidas como formando parte de la intensificación graduada de una señal. En sociedades estrechamente agrupadas de primates, tales como las densas tropas de macacos y babuinos, las amenazas de baja intensidad son por naturaleza típicamente visuales. Cuando estas señales visuales se intensifican, se añaden sonidos característicos para reforzarlas. Las obreras de la hormiga *Camponotus socius* emplean pistas olorosas para cualquiera de ambos propósitos, ya sea reclutar compañeras de nido hacia fuentes alimentarias recién descubiertas o conducirlas a nuevos lugares donde anidar (Hölldobler, 1971a). El reclutamiento está especificado añadiendo un movimiento de balanceo a la cabeza, mientras que el cambio de nido lo está mediante un movimiento vibratorio hacia adelante y hacia atrás de todo el cuerpo (véase la figura 8-10). Los otros animales usan más o menos gradientes ortogonales de ostentación, con lo que un mensaje distinto es identificado con cada punto de la intersección de dos gradientes. Para visualizar la estructura de un sistema tan interesante, consideremos el caso teórico extremo en que haya m señales posibles pertenecientes a una categoría de mensaje, ya sea en la forma de aquel número de señales discretas o como m puntos distinguibles de un espectro continuo. Supongamos que la especie usa además una segunda y relacionada categoría de mensaje contenedor de n señales posibles. Entonces las dos categorías combinadas pueden rendir mn mensajes. Por ejem-





TRANSPORTE HACIA EL NIDO RECLUTAMIENTO HACIA EL ALIMENTO

Figura 8-10
Señalización compuesta en las hormigas obreras Camponotus socius. *Las pistas olorosas liberadas por el intestino posterior son usadas por las compañeras de nido para guiarse hacia el alimento, o hacia nuevos lugares donde anidar; como puede verse aquí, en el primer caso la indicación la constituye un balanceo de la cabeza, mientras que el segundo lo es mediante un movimiento de sacudidas en sentido longitudinal. (De Hölldobler, 1971a.)*

plo, durante los estadios primarios del cortejo, los machos de algunas especies de peces y aves presentan combinaciones de señales de amenaza y cortejo puros, indicando grados oscilantes de predisposición a admitir determinadas hembras en sus territorios. Las hembras responden con ostentaciones de conciliación apropiados. En un momento determinado, las ostentaciones de las hembras cambian hacia un arrojo predominantemente sexual, consiguiéndose la unión de la pareja (Baerends y Baerends-van Roon, 1950; Tinbergen, 1952, 1959; Meyerriecks, 1960).

También es posible una combinación ortogonal entre ostentaciones hostiles y de apaciguamiento con el fin de generar nuevos mensajes. En otras palabras, las ostentaciones no forman un espectro simple que va desde lo más hostil por un extremo hasta lo más sumiso en el otro, sino que más bien constituyen dos conjuntos de señales que pueden presentarse ya sea por separado o en combinación. En este segundo caso, las señales crean un mensaje que contiene un alto nivel de ambigüedad. En el gato doméstico una amenaza de elevada intensidad combinada con una ostentación de terror de las mismas características producen la postura del «gato enfurecido»: cuerpo alzado sobre patas completamente extendidas y la boca cerrada (amenaza), con el cuerpo arqueado y orejas bajas (terror). Este mosaico de posturas es ambiguo con referencia a las señales básicas, pero proporciona información nueva en una categoría distinta. El gato puede ser interpretado por el observador humano, y presumiblemente también por otros gatos, como poseedor de un estado altamente excitado, presto para enzarzarse en una violenta pelea o batirse en rápida retirada. Este mensaje es distinto de los estados muy elevados de posturas puramente agresivas o de apaciguamiento; también es diferente en cuanto a significado del mosaico de posturas más relajado de un gato desplegando agresión y terror a bajas intensidades (Leyhausen, 1956). Esta explicación más bien intrincada ha recibido un cierto soporte neurofisiológico. Utilizando electrodos implantados, J. L. Brown y col. (1969) descubrieron un comportamiento compuesto de agresión y fuga en gatos estimulando simultáneamente los centros hipotalámicos que previamente habían puesto de manifiesto un control de las respuestas por separado. Combinaciones similares de señales, de naturaleza más o menos ortogonal, han sido descritas en el lobo y el perro (Schenkel, 1947).

Sintaxis

La auténtica sintaxis, en el sentido de la lingüística humana, donde el significado de las combinaciones de señales dependen del orden de aparición, no ha sido todavía demostrada en animales. La única posible excepción es la invitación al juego, que será descrita más tarde en una discusión de la metacomunicación, siendo incluso éste un caso marginal. La verdadera sintaxis se da cuando señales separadas, digamos *A, B,* y *C,* que tienen distintos significados por separado, crean nuevos mensajes al presentarse en órdenes diversos: *AB, CBA, CAB,* etc. En el discurso humano, cada una de las tres permutaciones «Jorge caza», «Jorge caza al oso» y «El oso caza a Jorge» tienen un significado muy distinto. No se conoce ningún proceso comparable de formación de mensajes en la comunicación animal.

Incluso en este caso, la distinción de un *solo* mensaje depende a menudo de la ordenación de los elementos que lo componen. El balanceo de la cabeza de los lagartos espinosos *(Sceloporus)* está secuenciado a través del tiempo de forma que permiten a una hembra reconocer a los machos de su propia especie (figura 8-11). Modelos experimentales realizados de acuerdo con el balanceo y en relación a diversos patrones de especies atraen a las hembras observadoras de las especies que están siendo imitadas (Hunsaker, 1962). Pero la secuencia de los balanceos no es una expresión que los lagartos puedan romper por separado y vuelvan a arreglarse; se trata de una señal solitaria e inalterable. De forma similar, Brémond (1968) halló que la secuencia de notas emitidas por los machos de petirrojo europeo *(Erithacus rubecula)* es importante en cuanto al reconocimiento por parte de otros miembros de la misma especie. En contraste, la secuencia de notas no es importante en el canto de la totovía *(Lullula arborea)* y del pontífice índigo *(Passerina cyanea)* (Tretzel, 1966; S. T. Emlen, 1972). Al igual que el cabeceo del lagarto, el canto del petirrojo se queda corto en cuanto a organización sintáctica. Este es meramente un caso de apuntes temporales añadidos al tono, duración y otras componentes de las señales unidas.

Es una realidad que la consumación de un acto o la emisión de una señal influencia la probabilidad de ocurrencia de la que sigue. En otros términos, las ostentaciones por separado

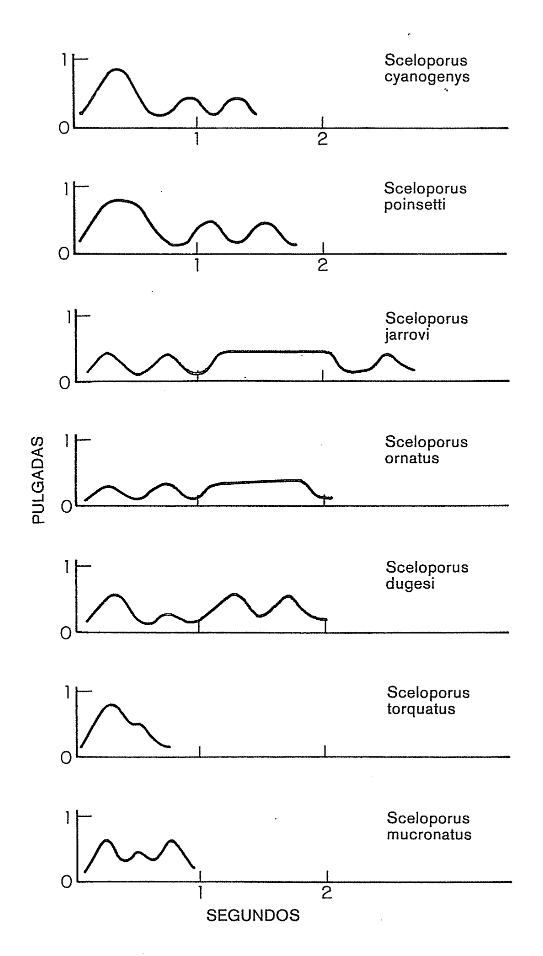
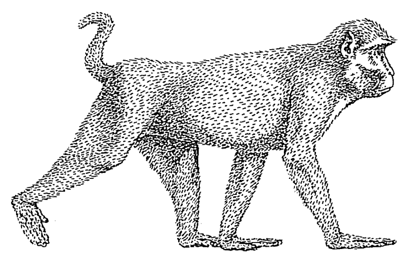


Figura 8-11
Las formas de balanceo vertical de la cabeza en los lagartos espinosos (género Sceloporus*) son lo bastante distintivos como para permitir a las hembras seleccionar a su pareja de entre los miembros de su misma especie. La intensidad del balanceo se da en el eje de ordenadas. Aún cuando las secuencias de movimientos sean específicas, no constituyen una auténtica sintaxis. (Modificación de Hunsaker, 1962.)*

se presentan no como un proceso experimental independiente, sino como procesos de Markov donde la probabilidad de ocurrencia de una ostentación se ve influenciada en cierta medida por la naturaleza de las ostentaciones recién efectuadas. Esta es la impresión general de virtualmente todos los etólogos que han verificado consideraciones al respecto, habiendo sido documentada con el excelente estudio estadístico sobre el porrón osculado *Bucephala clangula* realizado por Dane y Van der Kloot (1964). Debido al gran número de observaciones requeridas para estimar las probabilidades de transición de segundo orden o mayor, la máxima longitud de las cadenas estocásticas en los sistemas de comunicación es laboriosa de medir, haciendo a veces falta miles de observaciones. Sin ir más lejos, en sus análisis acerca de las interacciones agresivas de los cangrejos ermitaños (Paguridae), Hazlett y Bossert (1965) fueron capaces de establecer la existencia de probabilidades de segundo orden como mínimo. Esto significa que para una secuencia de tres actos, digamos *A-B-C*, la probabilidad de que se de *C* se ve afectada no sólo por la ocurrencia anterior de *B*, sino también por la de *A*. Las secuencias involucran series de comportamientos en individuos solos y también la probabilidad de que un individuo responda al enfrentarse con una o dos señales de otro individuo. El mismo resultado fue obtenido por Altmann (1965) en su estudio relativo al macaco rhesus, especie con un repertorio mucho más complicado que el cangrejo ermitaño. En ninguna clase de animales hay restringidas probabilidades de transición equivalentes al lenguaje sintáctico. Hazlett, Bossert y Altmann han aclarado que estas restricciones no crean paquetes de señales secuenciadas con ningún sentido especial más allá de la mera suma de los mensajes implícitos en las señales por separado.

Metacomunicación

Una peculiar forma de señalización compuesta es la metacomunicación, o comunicación acerca del significado de otros actos de comunicación (Bateson, 1955). Un animal que se dedica a la metacomunicación altera el significado de las señales pertenecientes a categorías más que las señales que están siendo transmitidas ya sea simultáneamente o inmediatamente después. Altmann (1962a, b), quien fue el primero en aplicar este concepto extensivamente al comportamiento de los primates no humanos, reconoció dos circunstancias en que hay metacomunicación. La primera es la señalización del status. Un macho dominante de macaco rhesus puede reconocerse por su paso vivo y a zancadas; sus testículos bajos y conspicuos; la postura de su cola, que va erecta y curvada hacia atrás por la punta; y su calmada postura de «mayordomo», durante la cual mira de una forma confiada y sin prisa a cualquier otro mono que atraiga su atención (figura 8-12). Se ha registrado una señalización similar en otras especies de macacos y en babuinos. La hipótesis de Altmann es que la ostentación del animal comunica el propio conocimiento de éste acerca de su status y por tanto, la posibilidad de que ataque o se retire en



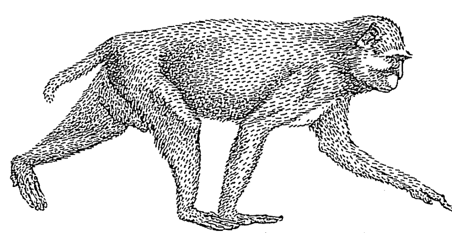


Figura 8-12
Metacomunicación en macacos rhesus, la cual incluye las señales de status. Las posturas y movimientos de los individuos indican el rango que ocupan en el orden de dominación. (De Wilson y col., 1973; basado en S. A. Altmann.)

una confrontación. Debido a que los miembros de la tropa se conocen personalmente entre sí, pueden juzgar por sí mismos qué rivales en particular están preparados para alterar el orden de dominación. Evalúan la «actitud» general de los otros miembros de la sociedad. Esta explicación es eminentemente plausible pero aún no ha sido sometida a ninguna prueba convincente.

La segunda forma de metacomunicación a nivel de primates es la invitación al juego. El juego del macaco rhesus, como el de la mayoría de los otros mamíferos, es dedicado en gran medida a las persecuciones mutuas y a los simulacros de lucha. Las señales de invitación consisten en brincos y miradas dirigidas a los compañeros de juego desde entre o junto a sus patas, con las cabezas al revés. En el juego que sigue, los monos luchan y se gritan entre sí vigorosamente. Aunque son fácilmente capaces de lesionarse, los monos raramente lo hacen. Los daños auténticos resultan después de versiones escaladas del mismo comportamiento durante accesos de intensa agresión. La señalización para el juego dice aproximadamente lo mismo que este simple mensaje humano: «Lo que yo estoy haciendo, o algo parecido, es por diversión; no te lo tomes en serio. ¡Únete a mi!»

La señalización metacomunicativa del juego en los perros fue descrita en primer lugar por Charles Darwin, en 1872: «Cuando mi terrier me muerde la mano durante el juego, a menudo gruñendo al mismo tiempo, si le digo *despacio, despacio,* sigue mordiendo, pero me responde con unos pocos movimientos de la cola, lo que parece decir 'no importa, es todo broma'». Los perros inician el juego entre sí agachándose abruptamente con sus cuartos delanteros extendidos hacia adelante y ladrando. Ambas señales parecen ser movimientos de ritualizada intención agresiva (Loizos, 1967; Bekoff, 1972). Al mismo tiempo, los perros mantienen sus ojos muy abiertos, con las orejas hacia adelante. Los gatos domésticos y los leones usan una postura similar, pero omitiendo la vocalización (véase la figura 8-13). Las ardillas machos juveniles realizan grandes brincos sobre sus compañeras femeninas de nido, seguidos de movimientos que se parecen a los de apareamiento y cuidado de los adultos (Horwich, 1972). Chimpancés, babuinos y monos del Viejo Mundo presentan la «cara de juego» u «ostentación de boca abierta y relajada» (Andrew, 1963b; van Hooff, 1972): la boca se abre mucho, con los labios cubriendo la mayor parte o la totalidad de la dentadura, mientras que las comisuras no se echan hacia fuera como en las ostentaciones abiertamente agresivas con los dientes al descubierto (véase la figura 8-14).

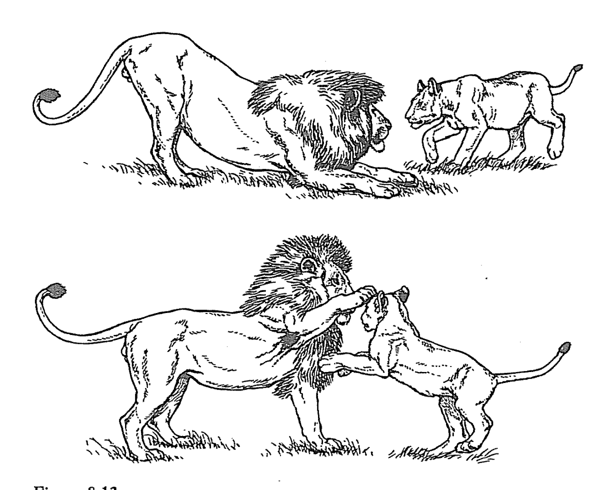


Figura 8-13
Iniciación al juego en leones, que ejemplifica una de las dos principales formas de metacomunicación utilizadas por los mamíferos. Arriba: un macho adulto invita a jugar a un cachorro inclinándose sobre sus cuartos delanteros. Abajo: lo golpea ligeramente en la cabeza. (De Schaller, 1972.)

El cuerpo y los ojos se mueven de una forma relajada, mientras que la respiración se hace rápida y poco profunda. En los chimpancés la respiración acelerada es vocalizada en forma de series de ruidos que suenan algo así como «ahh ahh ahh».

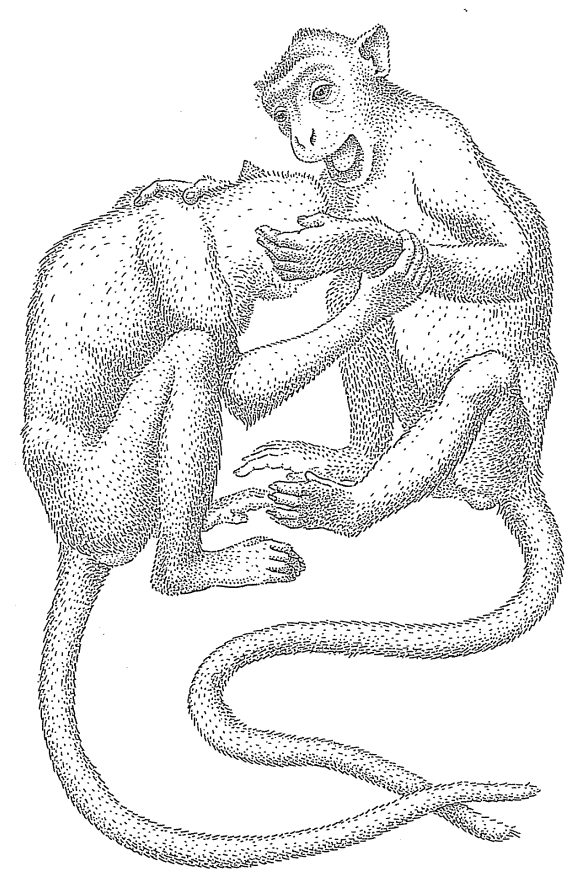


Figura 8-14
La ostentación boca abierta y relajada en el mono devorador de cangrejos (Macaca fascicularis) *de la derecha, es una señal de invitación al juego del tipo ampliamente usado por los monos del Viejo Mundo, pudiendo calificarse de homólogo a las muecas de los seres humanos. Los dos monos que pueden verse aquí están involucrados en una pelea amistosa. (Tomado de van Hooff, 1972.)*

La «cara de juego», de hecho, puede ser homóloga a las muecas relajadas de los seres humanos. Un hombre que golpea a un amigo en un brazo o lo empuja levemente por el pecho es raro que reciba una respuesta hostil si recuerda hacer una mueca al mismo tiempo. En las culturas occidentales los gestos combinados constituyen rutinariamente una invitación a la broma amistosa.

Contexto

Aun cuando un animal se vea limitado a un reducido repertorio de señales, puede aumentar en gran medida la información transmitida presentando cada señal en distintos contextos. El significado de la señal depende entonces de los otros estímulos que tropiezan simultáneamente sobre el receptor. Consideremos un imaginario caso extremo en el que un animal se ve limitado a una señal que generalmente alerta a los otros miembros de la misma especie. La particularidad se añade de la forma siguiente: al presentarse frente el peligro, la señal sirve de alarma; si se da mientras el animal está en su propio territorio, constituye una amenaza hacia los rivales sexuales o una invitación a las parejas potenciales; al dirigirse hacia la descendencia, quiere decir que el alimento está próximo a ser ofrecido, y así sucesivamente.

W. J. Smith (1963, 1969a, b) ha resaltado la importancia del cambio contextual para el enriquecimiento de la comunicación en aves. El macho del cazamoscas oriental *Tyrannus tyrannus*, por ejemplo, emite un canto de propósito general que suena algo así como «¡Quitter!». El Quitter es evocado en diversos contextos cuando las experiencias del ave involucran indecisión o interferencia en sus intentos de aproximarse a algún objeto, ya sea una rama, una pareja u otro pájaro. Cuando un macho solo vuela de rama en rama en su territorio recientemente delimitado, el Quitter se emplea para atraer a una hembra y mantener a distancia potenciales rivales. Más tarde, la misma señal es evidentemente usada como apaciguamiento por parte del macho al acercarse a su pareja.

Los mamíferos utilizan una información contextual de forma extensiva. Los brincos los muestran las gacelas de Grant y de Thomson en el transcurso de las fugas de depredadores tales como los perros salvajes, usándose también por parte de los adultos durante las persecuciones intraespecíficas (Estes, 1967). El rugido de los leones sirve al menos para cuatro funciones de acuerdo con el contexto: ayuda a los individuos pertenecientes a la misma familia a encontrarse durante las separaciones; constituye un elemento que refuerza los lazos de unión entre los miembros de la familia en tanto en cuanto se hallan en contacto; sirve de frontera con las familias vecinas; y funciona como la más poderosa ostentación vocal durante interacciones agresivas cercanas (Schaller, 1972). El significado de la ceremonia de agradecimiento en los lobos, durante la cual uno de los animales intenta lamer el hocico de otro, depende también de las circunstancias. En algunas ocasiones es usada como señal de sumisión, especialmente hacia el macho

más dominante. Las crías emplean una versión muy similar o incluso idéntica para pedir alimento, mientras que los adultos participan en una excitada modalidad del ritual de agradecimiento al oler la presa (Mech, 1970). El perro salvaje africano utiliza un comportamiento aparentemente homólogo algo antes de que la jauría empiece a correr tras la presa.

Los insectos sociales han desarrollado formas de enriquecimiento contextual incluso más extremas que las de los vertebrados. La sustancia regia de las abejas, el ácido 9-queto-2-decenoico, funciona como una feromona inhibidora de casta dentro de la colmena, como un atractivo sexual femenino durante el vuelo nupcial, y como un olor agrupador de la colonia en el transcurso de la enjambrazón. La danza contoneada de la abeja guía a las obreras hacia los nuevos hallazgos de alimentos, dirigiendo también al enjambre hacia nuevos puntos donde anidar. La secreción de la glándula de Dufour en la hormiga de fuego, *Solenopsis invicta*, es un atractivo que da resultado con los miembros de todas las castas durante la mayor parte del transcurso de sus vidas adultas. Bajo circunstancias diversas sirve para reclutar obreras hacia nuevas fuentes de alimentos, organizar la emigración de la colonia y, en conjunción con una secreción cefálica volátil, evocar un comportamiento de alarma orientado.

Comunicación de masas

La mayor parte de los sistemas de comunicación más altamente organizados de los insectos sociales contienen componentes de información que no pueden pasar de un individuo a otro, sino sólo de uno a otro grupo. Este es el fenómeno que yo he denominado comunicación de masas (Wilson, 1962a, 1971a). El número de obreras de hormiga de fuego que abandonan el nido está controlado por la cantidad de pista olorosa emitida por las compañeras de nido que ya están en el campo. Las pruebas que incluyen feromonas de pista enriquecidas han demostrado que el número de individuos atraídos fuera del nido es una función lineal de la cantidad de sustancia presentada a la colonia como un todo. En condiciones naturales esta relación cuantitativa provoca el ajuste de la corriente de obreras hasta el nivel requerido por la fuente de alimento. Se consigue entonces el equilibrio de la siguiente forma. La afluencia inicial de obreras hacia una fuente de alimento recién descubierta es exponencial, decreciendo hasta un límite a medida que las obreras se agolpan sobre la masa de alimento debido a que las que no son capaces de alcanzarla regresan sin depositar pistas, y las pistas depositadas por las obreras descienden hasta concentraciones inferiores a la umbral al cabo de unos pocos minutos. Como resultado, el número de obreras en las masas de alimento tiende a estabilizarse a un nivel que es función lineal del área donde se halla dicha masa. En ocasiones, por ejemplo, cuando el hallazgo alimentario es de pobre calidad o está muy lejos, o cuando la colonia ya está bien nutrida, las obreras no cubren el hallazgo en su totalidad, sino que se equilibran a una densidad baja. Esta comunicación de la calidad en masa se consigue por medio de una respuesta «de electorado», en la cual los individuos eligen el depositar pistas después de inspeccionar el hallazgo. Si los dejan, ajustan la cantidad de feromonas de acuerdo con las circunstancias (Hangartner, 1969a). Cuanto más deseable es la fuente alimentaria, mayor porcentaje de respuestas positivas, cuanto mayor sea el esfuerzo de deposición de rastros por parte de los individuos, mayor cantidad de ferómona presentada a la colonia, y por tanto, mayor número de hormigas nuevas que emergen del nido. En consecuencia, la feromona de la pista, a través del efecto de masas, proporciona un control que es más complejo del que podría esperarse a partir del conocimiento de las relativamente elementales formas de comportamiento individual, únicamente.

La danza contoneada de las abejas regula el número de obreras en los hallazgos mediante una comunicación de masas paralela a la de los rastros olorosos en las hormigas de fuego. Un segundo ejemplo de comunicación de masas en las abejas es el constituido por la refrigeración de la colmena (véase el capítulo 3). Este sistema de aire acondicionado lo protagoniza el deseo de las obreras de recibir cargas de agua de las recolectoras que la traen del campo. Cuando se han distribuido suficientes gotas y la temperatura desciende, las obreras del nido recaban agua con menor actividad que las que vienen del exterior, las cuales deben buscar durante más tiempo el recipiente donde poder abandonar su carga regurgitándola. En consecuencia, la corriente de agua dentro del nido baja y finalmente cesa (Lindauer, 1961). El ánimo o el desánimo de las transportadoras de agua, controlando la entrada de agua en toda la colonia, es una forma de comunicación de masas análoga en muchos aspectos al reclutamiento por pista olorosa en las hormigas. En ambos sistemas, las necesidades cuantitativas de la colonia como un todo pueden medirse y llenarse mediante la suma de grandes números de acciones procedentes de las obreras por separado.

MEDIDA DE LA COMUNICACIÓN

La comunicación se ha definido como el proceso mediante el que el comportamiento de un individuo altera la probabilidad de los actos de comportamiento en otro. Este concepto presenta la ventaja de ser directamente trasladable a una relación matemática. Nuestro formalismo reconoce el siguiente conjunto mínimo de seis entidades:

Individuos	A	B
Actos	X_1	X_2
Probabilidades de que se produzcan los actos	$p(X_1)$	$p(X_2)$

La comunicación se produce cuando $p(X_2|X_1) \neq p(X_2)$. Expresado en palabras, la probabilidad condicionada de que el acto X_2 sea realizado por el individuo B, dado que A realice el X_1, no es igual a la probabilidad de que B realice el X_2 en ausencia del X_1.

Estableciendo que cierta cantidad de información se transmite, ¿cómo puede medirse? La unidad cuantitativa básica es el bit, la cual es taquigráfica para los dígitos binarios. Un bit es la cantidad de información requerida para controlar sin error cuál de dos alternativas equiprobables debe elegir el receptor. Imaginemos un sistema social ultrasimple consistente en un ave territorial que se enfrenta a una serie de intrusos. Cada invasor no presta atención al residente hasta que se enfrenta con una u otra de dos señales igualmente probables: si el residente alza sus alas, el intruso invariablemente marcha; si las baja, el intruso por lo normal avanza. Cada presentación de una señal transmite un bit de información. Si cuatro mensajes equiprobables pueden ser enviados, cada señal contiene dos bits de información; un sistema de ocho mensajes equiprobables contiene tres bits de información por señal, etc. En resumen, el número de bits es la potencia a la que puede elevarse el número 2 para proporcionar el número de mensajes equiprobables. Si H es el número de bits y N el número de mensajes,

$$N = 2^H$$
$$H = \log_2 N$$

La preferencia por el sistema binario se debe a su conveniencia y familiaridad en otras muchas ramas de la ciencia, así como en la ingeniería. El vocabulario binario recordaremos que crece exponencialmente con el número de dígitos usados: dos mensajes, 0 y 1, a partir de un dígito binario; cuatro mensajes, 00, 01, 10 y 11, a partir de dos dígitos binarios, etc. Con igual validez podríamos usar dígitos trinarios (0, 1, 2), en cuyo caso el número de mensajes crecería en forma de potencias de 3, y la unidad de información debería denominarse «trit». O podríamos emplear el sistema numérico decimal (0, 1, 2, . . . , 8, 9), con lo que el número de mensajes posibles incrementaríase según las potencias de 10, y la unidad básica se llamaría «dit».

Supongamos a continuación que los mensajes por separado no sean equiprobables. En este caso, la cantidad de información transmitida es invariablemente menor al $\log_2 N$. El significado de la pérdida de información es fácil de intuir. Cuando todas las señales son equiprobables, la incertidumbre conectada a la identidad de cada señal futura está en su punto máximo. Decimos que cuando la señal es liberada, se reduce la incertidumbre en la mayor cantidad posible (o sea, según el $\log_2 N$). Pero cuando una señal es más frecuente que las otras, reconocemos que hay menos incertidumbre acerca de cada mensaje liberado. Cuando se identifica, es más probable que sea el mensaje más común que los menos comunes. Supongamos que el ave imaginaria que acabamos de citar libere uno de estos dos mensajes casi al mismo tiempo, mientras que el segundo lo sea muy raramente. Existe una pequeña incertidumbre, en correspondencia, acerca de qué mensaje será el siguiente y por tanto, poca información por mensaje. La cantidad de información potencial en cada mensaje, para cualquier sistema de mensajes, viene calculada por la fórmula de Shannon-Wiener:

$$H(X) = -\sum p(i) \log_2 p(i)$$

Tabla 8-3

Computación de información en un sistema imaginario de cuatro señales, por medio de la fórmula de Shannon-Wiener.

Mensaje-X_i	Frecuencia del mensaje-$p(i)$	$p(i)\log_2 p(i)$
X_1	0,80	−0,257
X_2	0,13	−0,382
X_3	0,06	−0,243
X_4	0,01	−0,066
	$\sum_i = 1,0$	$-H(X) = \sum_i = -0,948$

donde $p(i)$ es la probabilidad de cada señal X_i. El signo negativo de la suma de los términos se debe que los logaritmos de todas las $p(i) > 0$ también lo son, y $H(x)$ sería negativa. Un ejemplo simple de computación se presenta en la tabla 8-3. El valor de $H(X)$ es 0,948, ligeramente inferior a un bit. Nótese que la información contenida está por debajo de la de un sistema con dos señales equiprobables, y es mucho menor que el contenido de un sistema de cuatro señales equiprobables, $H(X) = 2$.

Las mediciones obtenidas por la fórmula de Shannon-Wiener presentan unas grandes ventajas matemáticas «a priori». 1) Son independientes de la escala usada; pueden compararse sistemas medidos en angstroms y en metros, en grados de circunferencia y en divisiones de color, etc. 2) Pueden computarse tanto para variantes discretas como continuas. 3) Son funciones continuas de $p(i)$. 4) Debido a la transformación logarítmica, los mensajes extraños contribuyen muy poco a la medida; es posible despreciar muchos mensajes rarísimos en el transcurso de la compilación de un catálogo de comportamiento, y aun subestimar $H(X)$ en muy poco. 5) Son aditivas; si dos sistemas de señales (digamos X e Y) se emplean independientemente, la información total en ambos es simplemente la suma de sus contenidos informativos por separado. Esta última propiedad quedará rápidamente clara notando que si m señales equiprobables existen en X y n en Y, hay mn combinaciones equiprobables de dos señales; $H(X + Y) = \log_2 mn = \log_2 m + \log_2 n = H(X) + H(Y)$.

La información en la señal se denomina entropía de la misma. En un sistema en reposo, donde cada clase de señal evoque uno y sólo un tipo de respuesta, sin error, la información

transmitida entre el emisor y el receptor es exactamente la entropía de origen. Pero pocos sistemas de comunicación y casi con certeza ninguno de los empleados por los animales, contienen diseños tan perfectos. Las perturbaciones hacen que la mayoría de sistemas en forma de disparo potencial de más de una respuesta sean permeables a una señal (*ambigüedad* por parte del receptor) y a la efectividad potencial de más de una señal al evocar una respuesta dada (*equivocación* por parte del que emite la señal). Para aclarar esta noción, supongamos que a una especie animal se le descubre un repertorio muy rico de señales. Podríamos deducir, al igual que los escritores populares hacen siempre al respecto para ejemplificar, que el repertorio refleja inteligencia superior y un complicado código de comunicación. Pero luego se ha descubierto que todas las señales evocan tan sólo un tipo de respuesta. La equivocación es pues tan grande que el código de comunicación es comparable a un sistema de una señal —una respuesta—. Esta perturbación debe restarse de la información total en las señales (o en las respuestas) en orden a medir la cantidad de constreñimiento entre señales y respuestas. Este constreñimiento es la verdadera información transmitida por la señal.

El procedimiento completo para medir información en un sistema de dos animales puede verse en la figura 8-15 y en la tabla 8-4. Los datos esenciales son las probabilidades de cada combinación de pares pertenecientes a X_i e Y_j. Por ejemplo, en la tabla 8-4 notemos que la probabilidad de cualquier señal o respuesta dadas que sean X_4 e Y_2, respectivamente, es 0,042; en otras palabras, el 4,2 % de todas las combinaciones respuesta-señal observadas son X_4 seguido de Y_2. La señal X_4, haciendo el modelo de alguna forma más realista, podría aumentar en forma de cresta; la respuesta Y_2 pudiera significar una consecuente retirada del territorio.

La cantidad de información transmitida en cada señal es igual a la entropía de la señal menos la equivocación. El método para medir la entropía se expone en la tabla 8-4. La equivocación se obtiene tomando cada Y_j y anotando las probabilidades condicionadas para cada X_i que la evocan. Así pues, cuando se evoca Y_1, X_2 es responsable en 0,001/0,01 = 0,1 (10 %) de las veces; X_3 lo es el 0,5; y X_4 lo es el 0,4 restante de las veces. Computemos la entropía de estos tres valores para la categoría Y_1:

$$H_j(i) = -\sum_i p_j(i)\log_2 p_j(i) = -\sum_i p_1(i)\log_2 p_1(i)$$

Según esto, esperamos que la entropía esté de acuerdo con la frecuencia en que se da Y_1. O sea, $p(_j) = p(1) = 0{,}001 + 0{,}005 + 0{,}004 = 0{,}010$. La $H_1(i)$ esperada es $p(1)\cdot H_1(i) = 0{,}01\ H_1(i)$. El mismo procedimiento es seguido para todas las cinco Y_j restantes. La suma de los seis valores de $p(j)\cdot H_j(i)$ es la equivocación.

La cantidad de información transmitida también puede obtenerse de una forma simétrica restando la cantidad de ambigüedad de la entropía de la respuesta. Las relaciones entre las componentes esenciales vienen indicadas en la figura 8-16.

Se han realizado pocos ensayos para medir la cantidad de información transferida en sistemas de comunicación animales. Hazlett y Bossert (1965) caracterizaron la totalidad del sistema agresivo de comunicación en el cangrejo ermitaño (Paguridae) y midieron las probabilidades de transición para cadenas de hasta tres actos de comportamiento. Hallaron que la información media transmitida por señal oscilaba entre 0,35 y 0,52 bits en ocho especies, con una medida total de 0,41 bits, lo que constituye un notable grado de consistencia taxonómica. Las tasas de transmisión variaban entre 0,4-1,0 bits por segundo en el transmisor más lento, *Paguristes grayi*, y 0,9-4,4 en el más rápido, *Pagurus bonairensis*. Un estudio similar realizado con la galera (Stomatopoda) por Dingle (1972b) proporcionó valores algo superiores: 0,64-0,79 bits transmitidos por señal en *Gonodactylus spinulosus* y 0,63-1,03 bits en *G. bredini*. La primera especie transmitía en la proporción de 0,021-8,58 bits por segundo, mientras que la segunda a 0,014-6,27. De estos últimos valores, los superiores son sorprendentemente elevados, extendiéndose dentro de la gama de transferencia de información superior en el lenguaje humano, que se calcula en 6-12 bits por segundo.

Supongamos que la información de una fuente de señales que varía de forma continua, tal como la agudización de tono, amplitud o color, y que la frecuencia de señales en este gradiente se ajusta a una distribución normal. Shannon (en Shannon y Weaver, 1949) demostró que la entropía de la señal en tales casos es

$$H = \log_2 \sqrt{2\pi e}\sigma$$

donde e es la base de los logaritmos naturales y σ la desviación estándar. Haldane y Spurway (1953) aplicaron la fórmula de Shannon a la dispersión angular de las abejas recién llegadas alrededor de los señuelos siguiendo las indicaciones de la danza contoneada, la dispersión de los cuales se supone seguía una distribución normal. En ausencia de cualquier información, la incertidumbre con respecto a la dirección del objetivo es

$$H_1 = \log_2 360°$$

donde H_1 es el número de bits requeridos para reducir la incertidumbre a un intervalo de un grado. Si H_2 es la incertidumbre que queda después de la recepción del mensaje por parte de las abejas recién llegadas, siendo $H_1 - H_2$ la cantidad de información transmitida por danza de balanceo. Por tanto,

$$H_\theta = H_1 - H_2 = \log_2 360° - H_2$$

Si se acepta que la dispersión de las exploradoras recién llegadas alrededor del objetivo presenta una distribución normal unidimensional, esto constituye los datos esenciales del tipo pro-

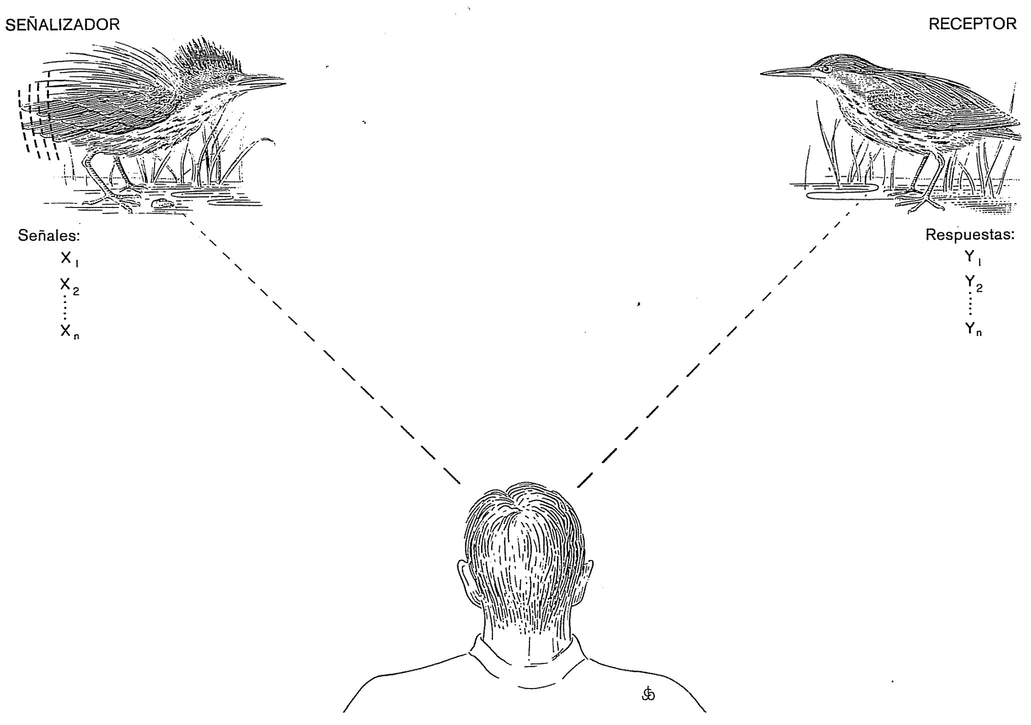


Figura 8-15
El análisis de la información en un sistema diádico sólo es posible cuando el observador puede distinguir un conjunto de señales (X_i) *emitidas por un animal, y un conjunto de respuestas* (Y_j) *proporcionadas por un segundo animal. Las probabilidades de combinación de cada par de* X_i *e* Y_j *están calculadas y constituyen los datos esenciales del tipo que puede verse en la tabla 8-4. El animal arbitrariamente seleccionado en la ilustración es la garza.*

porcionado en la tabla 8-4. La especie animal seleccionada arbitrariamente aquí con propósitos ilustrativos es la garza.

$$H_\theta = \log_2 360° - \log_2 \sqrt{2\pi e}\sigma_\theta$$

$$= \frac{\log_{10} \frac{360°}{\sigma_\theta}}{\log_{10} 2} - 2{,}0471$$

Wilson (1962a) adaptó el método también a la comunicación a distancia y lo usó para hacer cálculos a partir de los datos de la hormiga de fuego y los de von Frisch y Jander (1957) sobre las abejas. Los resultados esenciales pueden verse en la figura 8-17. Nótese que ambos sistemas transmiten cantidades ampliamente comparables de información tanto en cuanto a dirección como a distancia. La cantidad de información direccional en la pista olorosa de la hormiga, sin embargo, aumenta con la longitud del rastro. Esto es porque la amplitud del espacio activo permanece constante, y las hormigas seguidoras permanecen alrededor y muy cerca de la auténtica ruta de la que deposita el rastro en toda su longitud. En consecuencia, la desviación angular fuera de la auténtica ruta, con referencia al nido, decrece a medida que la pista se aleja del nido. Así pues, los errores direccionales cometidos por las seguidoras disminuyen y la cantidad de información direccional en la pista aumenta a medida que ésta se alarga.

Las estimas de la información a distancia en la danza contoneada contienen un error relativamente reducido que es el resultado de una equivocación en las estadísticas originales de Frisch-Jander. R. Boch (comunicación personal) ha apuntado

Tabla 8-4

Computación de la entropía de la señal, de la del receptor, error y ambigüedad en un sistema de comunicación imaginario. (Modificado de Quastler, 1958.)

		Respuesta							
		$Y_j = Y_1$	Y_2	Y_3	Y_4	Y_5	Y_6	$p(i)$	$-p(i)\log_2 p(i)$
	$X_i = X_1$	—	0,001	—	—	—	—	0,001	0,01
	X_2	0,001	0,007	0,006	0,001	—	—	0,015	0,09
	X_3	0,005	0,022	0,060	0,027	0,005	—	0,119	0,37
Acción (señal)	X_4	0,004	0,042	0,156	0,152	0,039	0,001	0,394	0,53
	X_5	—	0,009	0,075	0,175	0,095	0,010	0,364	0,53
	X_6	—	0,001	0,011	0,035	0,039	0,010	0,096	0,32
	X_7	—	—	—	0,003	0,006	0,002	0,011	0,07
	$p(j)$	0,010	0,082	0,308	0,393	0,184	0,023	1,000	$\sum = 1{,}92$
	$-p(j)\log_2 p(j)$	0,07	0,30	0,52	0,53	0,45	0,13	$\sum = 2{,}00$	

$H(X) = -\sum_i p(i)\log_2 p(i) = 1{,}92$ bits Entropía de la fuente

$H(Y) = -\sum_j p(j)\log_2 p(j) = 2{,}00$ bits Entropía del receptor

$H_Y(X) = -\sum_j p(j)\cdot H_j(i) = 1{,}70$ bits Error (de la fuente)

$H_X(Y) = -\sum p(i)\cdot H_i(j) = 1{,}78$ bits Ambigüedad (del receptor)

$T(X, Y) = H(X) - H_Y(X) = H(Y) - H_X(Y) = 0{,}22$ bits Información transmitida

$$H_j(i) = -\sum_i p_j(i)\log_2 p_j(i)$$

$$H_i(j) = -\sum_j p_i(j)\log_2 p_i(j)$$

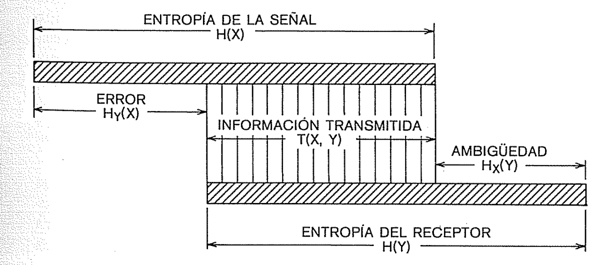
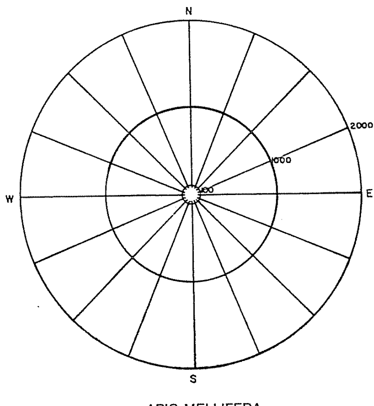
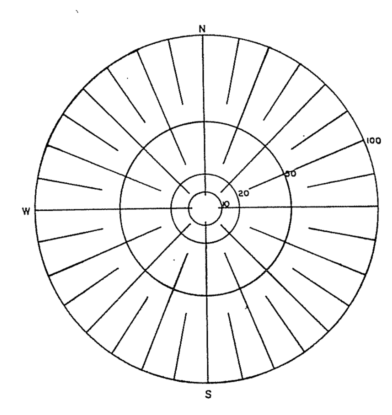


Figura 8-16

Relaciones entre las funciones informativas, representadas gráficamente. (Tomado de Quastler, 1958.)

que, a excepción de un experimento realizado en 1949, von Frisch y sus asociados siempre capturaban las abejas que se posaban en los platos señuelo sin contarlas. En la mayoría de casos, hasta entonces, los papeles de las abejas «que no se equivocaban» no entraban en los cálculos de las desviaciones estándar, y mis estimaciones de 1962 de H son demasiado bajas. Puede verificarse un ajuste razonable. A partir de los datos de 1949, conjuntamente con las comparaciones efectuadas entre la proporción de abejas que erraban con las que no en los experimentos de dirección, parece muy poco probable que estas últimas fueran más del triple en número que las primeras. Un límite superior probable para la información transmitida a distancia sería, por tanto, de 2,3-4,3 bits, siendo 3 bits (en lugar de los 2) el valor intermedio «típico». Únicamente nuevos datos pueden establecer el auténtico valor con confianza. También y hasta el presente, no es posible establecer la contribu-





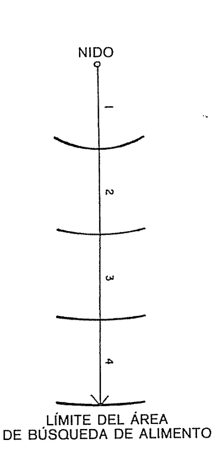


Figura 8-17

Análisis informativo de la comunicación en insectos sociales. Estas figuras abstractas representan las cantidades de información transmitidas por la abeja melífera (raza carnica*) durante el tiempo en que está realizando la danza contoneada, y por la hormiga de fuego mientras deposita pistas olorosas. Izquierda: el «cuadrante de la abeja» indica que la obrera recibe hasta cuatro bits de información con respecto a la dirección, o el equivalente a adquirir la información necesaria como para acertar su objeto de entre 16 sectores angulares equiprobables. Las líneas del cuadrante están representadas biseccionando los sectores de forma arbitraria. La cantidad de información direccional permanece independiente de la distancia, que aquí viene dada en metros. Este último cálculo está probablemente sujeto a revisión, tal y como se explica en el texto. Centro: el «cuadrante de la hormiga de fuego» muestra aproximadamente cómo la información direccional aumenta con la distancia, dada aquí en milímetros. Derecha: la «escala de distancias» de hormiga y abeja en cuanto a dirección, demuestra que aproximadamente se transmiten dos bits, proporcionando una información suficiente para que las obreras alcancen su objetivo dentro de una de las cuatro divisiones concéntricas que existen entre el nido, y la distancia máxima a que puede destinarse un solo mensaje. (De Wilson, 1962a.)*

ción de las sustancias procedentes de la glándula de Nasanov y otras feromonas en la transmisión de la información para el caso de la abeja. Pero incluso con estos ajustes, puede decirse aún que la información combinada del olor y la danza contoneada es comparable a la transmitida por la pista olorosa de la hormiga de fuego.

El análisis de la información en los sistemas de los invertebrados parece ser practicable «*a priori*», especialmente cuando podemos separar categorías distintivas tales como intercambio agresivo entre parejas y reclutamiento. El comportamiento de los vertebrados, sin embargo, ofrece nuevos niveles de complejidad. Altmann (1965a) ha realizado un heroico intento de verificar un análisis total en el macaco rhesus, que es uno de los animales más complejos. Después de definir un repertorio de 120 comportamientos distintos, algunos de naturaleza comunicativa y otros no, estimó que la entropía en el origen del repertorio era de 6,9 bits por acto. El efecto negativo sobre este comportamiento debido a la interacción social inmediatamente precedente, y por tanto de la información recibida a partir de la comunicación con la tropa de monos, fue de 1,9 bits por acto, aproximadamente. Esta última estadística constituye indudablemente un lazo inferior, ya que alguna constricción adicional en el comportamiento podría ser demostrada remontándonos tan atrás como a dos interacciones sociales. Aun cuando el intento de Altmann se quedara corto en cuanto a especificar por completo el sistema social del macaco rhesus, produjo un catálogo desusadamente completo acerca del comportamiento de este animal y la primera descripción clara de las secuencias de comportamiento en un avanzado primate no humano.

LOS DEFECTOS DEL ANÁLISIS DE LA INFORMACIÓN

Ahora, habiendo establecido la plausibilidad del cálculo de la comunicación, debemos considerar una serie de dificultades técnicas y de concepto que en muchos casos hacen que la técnica sea inaplicable. Puede que la más seria de las dificultades sea simplemente cómo reconocer todas las señales y percibir cuándo otros organismos responden. El persistente status de las señales de monos y lobos, por ejemplo, es perfectamente detectable a los ojos de los observadores humanos. Pero los ani-

males, ¿cuándo responden a ellas? ¿Modifican continuamente su comportamiento o sólo toman nota de las señales cuando se añaden otros mensajes importantes, como agresión, apaciguamiento o advertencia sexual? Otros tipos de señales tienen un efecto primario antes que uno desencadenador. Es decir, actúan a través del sistema neuroendocrino para modificar el estado fisiológico del animal receptor (Wilson y Bossert, 1963). El animal afectado es así «instruido» para un nuevo repertorio de comportamiento, que será evocado por nuevos tipos de mensajes en el futuro. Un ejemplo de señal primaria es la reverencia de una paloma torcaz macho en las etapas iniciales del cortejo, que activa los centros cerebrales de la hembra la cual, a cambio induce la secreción de gonadotropinas pituitarias. Las gonadotropinas inducen el crecimiento de los ovarios y la liberación de estrógenos, que preparan a la hembra para los comportamientos sexual y de construcción del nido (Lehrman, 1965). ¿Cómo puede esta compleja cadena de acontecimientos fisiológicos, que se extiende a lo largo de dos días, ser cuantificada en bits? Las feromonas crean un problema que es doble, pues no sólo es de efecto prolongado sino también desusadamente críptico y fugaz para el observador humano. Los productos urinarios de los ratones alteran la fisiología reproductiva de las hembras de diversas formas, provocando tanto efectos últimos como una sincronía en la menstruación, abortos y falsas gravideces. Las sustancias de las abejas, avispas y hormigas reprimen el desarrollo ovárico de las obreras, mientras que las de los termes inhiben el paso de ninfa a reina. Debido a la acción de estas sustancias primarias que raramente incluyen respuestas abiertas de comportamiento, la transferencia debe medirse en términos de cambio fisiológico y de potencial de comportamiento alterado.

Parte de la solución en cuanto a descifrar los mensajes crípticos puede venir del desarrollo de nuevos métodos para seguir la actividad nerviosa y otras actividades fisiológicas directamente, en lugar de una continua dependencia de la inferencia a partir de un comportamiento abierto. Otto von Frisch (1966a, b) usó electrocardiogramas para seguir la actividad cardiaca en animales sometidos a tensión. En el mirlo común *(Turdus merula)* y el avefría *(Vanellus vanellus)*, halló que las aves jóvenes disminuyen la frecuencia de sus latidos al escuchar la llamada de alarma de los progenitores. Los adultos intensifican sus ritmos cardiacos al ver un hombre o un perro, pero no aciertan a reaccionar al presentarse una ardilla o al escuchar su llamada de advertencia. Las liebres jóvenes *(Lepus europaeus)* se acurrucan y sus latidos se reducen en un 50 % en las proximidades de un depredador. Los electrocardiogramas también se han utilizado para estudiar las respuestas emocionales de los cobayas bajo tensión social por Fara y Catlett (1971). Dietrich von Holst (1969) desarrolló otra técnica, más visual, para medir la respuesta «emocional» en *Tupaia glis belangeri*. Los pelos de la cola de estos animales se horripilan mediante unos músculos que están bajo el control del sistema nervioso simpático. Después de que uno de estos animales ha sido habituado al ambiente de su jaula, el erizamiento de la cola se produce casi exclusivamente por estímulos sociales. En los experimentos de von Holst, formas particulares de interacción social, incluyendo actividad sexual, dominación y relaciones padres-hijos, fueron asociadas cada una con un grado y duración predecibles del erizado de la cola.

Incluso con tales refinamientos en la estimación del cambio fisiológico, puede esperarse que persistan serios problemas técnicos. Algunos animales, especialmente primates y otros mamíferos avanzados desde un punto de vista de comportamiento, pueden ser más sofisticados en cuanto a comunicación de lo que hayan podido apreciar los observadores más cuidadosos. Wolfgang Köhler (1927) describió la espectacular sutilidad de la comunicación en los chimpancés:

> Los chimpancés «se entienden entre ellos», no sólo en cuanto a expresión de *arranques de cólera subjetivos* y estados emocionales, sino también de deseos y urgencias definitivos, ya se dirijan hacia otros congéneres o hacia otras criaturas u objetos. He mencionado la manera en que algunos de ellos utilizaban el «lenguaje de los ojos» en un estado de excitación sexual. Una considerable proporción de deseos es naturalmente expresada por una ligera iniciación de los actos que se buscan. Según esto, un chimpancé que desea ser acompañado por otro le da un ligero codazo o tira de su mano, mirándolo y efectuando los movimientos de «andar» en la dirección deseada... La llamada a reunión de un animal a otro situado a una distancia considerable se acompaña a menudo de señales con una apariencia muy humana. El chimpancé también tiene un sistema de «señalar con el alimento», empujándolo a pequeños tramos de lado y refregándolo contra el suelo.

Menzel (1971) ha puesto de manifiesto cómo los chimpancés usan estas y otras posturas y gestos para conducir a los compañeros de tropa hacia el alimento.

El problema se exacerba cuando grupos de animales ostentan simultáneamente. ¿Hasta qué punto —necesitamos preguntar— el comportamiento de un miembro del grupo arbitrariamente escogido es influenciado (en bits por segundo) por su vecino más próximo, en oposición a su segundo, tercero, o incluso su séptimo vecino más próximo?

Si el observador llega hasta el límite del análisis informativo, o sea, díadas y señales y respuestas abiertas, hallará aún otros problemas residuales. Las señales graduadas, por ejemplo, son difíciles de diseccionar en mensajes. En su estudio sobre el colobo *(Colobus badius)* Marler (1970) observó que «todo el vocabulario registrado parece pertenecer a un sistema graduado continuo», singularmente complicado de separar en mensajes que puedan ser significativos para los estándares humanos. Otra dificultad común es que las entropías de la señal en los mensajes cambian con la experiencia en ocasiones, a medida que un animal se convierte en dominante sobre otro (Dingle, 1972b), con la edad y con el contexto. El macho de la curruca verde con garganta negra *Dendroica virens* utiliza dos tipos de canto. El *A* se da más frecuentemente en presencia de machos de la misma especie. El *B*, que funciona más en las advertencias en general, es automáticamente emitido por machos suficientemente iniciados incluso en ausencia de rivales.

Las frecuencias relativas de los dos cantos varían según un continuo de acuerdo con las circunstancias en que el macho se halla: la proporción de *A* tiende a aumentar a expensas de *B* incluso en ausencia de rivales, cuando el macho está próximo a la frontera de su territorio y durante las primeras y últimas horas del canto diurno. Otros machos pueden presumiblemente «leer» buena parte de las proporciones de *A* y *B*, pero el sistema desafía los análisis de información convencionales (Lein, 1972).

Resumiendo, una ordenación de las dificultades técnicas, algunas ocultas en la naturaleza, crea fallos en la mayoría de intentos de analizar la información y hace improbable que repertorios enteros de comportamiento puedan ser analizados de esta forma. A pesar de todo, semejante cuantificación sigue siendo completamente factible y deseable en unos pocos y excepcionales casos. Puede efectuarse una comparación de la eficacia del reclutamiento entre dos sistemas radicalmente distintos, como en el caso de la danza contoneada en las abejas y las pistas olorosas en la hormiga de fuego. Además, la complejidad y la tasa de la transferencia informativa en reducidas y fácilmente perceptibles categorías como las interacciones agresivas, pueden ser medidas. También se necesita tener una razón para efectuar estos cálculos que no sea un mero colapso de los datos en números de bits en cuanto a simplificación.

REDUNDANCIA

Si a un zoólogo se le pidiera seleccionar una sola palabra que caracterizase los sistemas de comunicación animal, podría elegir la de «redundancia». Las ostentaciones animales como se dan realmente en la naturaleza tienden a ser repetitivas, aproximándose al punto en casos extremos de lo que para los observadores humanos pudiera parecer inanidad. Esto es más exagerado en las ostentaciones sexuales y la advertencia territorial. El cortejo en el ánade *Bucephala clangula* constituye un ejemplo típico: el adelanto de cabeza, arquearse, la cabeza erguida, cabeceo, el retroceso de cabeza —golpeo, levantamiento de la cabeza—, las ostentaciones se suceden en un amasijo de combinaciones no predecibles, repitiéndose, cesando por un rato, una hora tras otra durante días (Dane y col., 1959).

¿Por qué los animales son tan tediosos? Se podría esperar de manera razonable que usaran una o dos ostentaciones adecuadas a sus propósitos y luego, simplemente parar. No obstante, es posible concebir muchas circunstancias en que la redundancia es una gratificación. Supongamos que las señales son graduadas y las relaciones entre individuos son finamente calibradas y variadas a través del tiempo. Este sería el caso de dos adversarios engañándose por una posición, por ejemplo, o de un macho y hembra formando una pareja. Bajo estas condiciones, las señales necesitan ser repetidas constantemente para reasegurar la relación en cada punto del cambio.

La redundancia también puede servir para mantener un estado de despertamiento. Los miembros de muchas especies animales se engalanan más durante el cortejo que en el establecimiento de la pareja y la preparación psicológica para el apareamiento. Mediante las hormonas también alteran la fisiología reproductora del otro y el repertorio futuro de comportamiento. Debido a que estos efectos iniciadores conllevan períodos de tiempo relativamente largos, debe mantenerse el despertamiento. Hartshorne (1958), Moynihan (1966) y Barlow (1968) sugirieron que el despertamiento se ve mejorado por el empleo de múltiples señales que son distintas en cuanto a formas pero redundantes en cuanto a significado. Pueden considerarse dos técnicas para sostener esta novedad. Una de ellas es mantener estereotipados algunos componentes para hacer la identificación más aproximadamente cierta, variando los demás de forma impredecible. Durante el cortejo, el pez *Etroplus maculatus*, un cíclido estudiado por Barlow, mantiene la amplitud y la forma básica de la ostentación de vibración constante mientras varía tales parámetros como la duración de la ostentación, la fase de movimientos de la aleta pélvica con la vibración de la cabeza, la inclinación del cuerpo y la orientación hacia la pareja. La segunda técnica, tan conspicuamente desarrollada en *Bucephala clangula*, consiste simplemente en variar la secuencia de las ostentaciones múltiples.

Otra circunstancia que favorece la redundancia es la existencia de un riesgo sustancial de que las señales solitarias sean desoídas o mal interpretadas. En consecuencia, las señales reforzadoras de idéntico significado se hacen necesarias para adquirir seguridad. Rand y Williams (1970) han apuntado que el contenido potencial de información resultante de la combinación entre color de la papada y movimientos de ostentación en los lagartos *Anolis*, excede en gran medida de la necesitada para separar las más o menos diez especies que coexisten en las islas mayores de las Indias Occidentales. Lanzan la hipótesis de que la redundancia en la transmisión bajo condiciones predominantes de poca visibilidad sirve para asegurar la precisión de la transmisión, lo que es originado por el follaje débil, ligero y denso de los hábitats forestales.

Finalmente, la redundancia en ciertos casos puede resultar ser, en un examen más cuidadoso, más aparente que real. Lein (1973) descubrió recientemente que los cinco tipos de canto en la curruca *Dendroica pensylvanica* varían según series que están de acuerdo con la morfología y el volumen, entre aquellas que presentan fuertes frases finales y llegan a largas distancias y las que carecen de estas frases y no son audibles a largas distancias. La frecuencia relativa de la utilización de cada tipo depende de la ubicación de cada ave dentro de su territorio y de la distancia que la separa del macho cantor más próximo. Así pues, los tipos de canto pudieran encerrar distintos mensajes que servirían para transmitir diferencias en los grados de despertamiento e inseguridad por parte del cantor. Los principales análisis de Lein deberían proporcionar una advertencia de que las señales pueden clasificarse como redundantes sólo cuando los contextos de su transmisión sean idénticos, o al menos no sean menos significativos, en los dos participantes en la comunicación.

Capítulo 9

Comunicación: funciones y sistemas complejos

El análisis total de un sistema de comunicación es un concepto relativamente simple de crear y una tarea prohibitivamente difícil de atacar. El análisis se divide en tres partes: identificación de la *función* del mensaje, es decir, qué es lo que significa para los comunicantes y en último lugar el papel que juega en la alteración de la eficacia biológica; la inferencia de la derivación *cultural* o *evolutiva* del mensaje; y la especificación completa del *canal*, desde acontecimientos neurofisiológicos que inician el comportamiento señalizador, hasta el proceso por el que se emite la señal, y ésta es conducida, recibida e interpretada. Los filósofos han advertido el hecho de que el pensamiento humano es un caso especial de comunicación. Algunos han tomado el estudio de ésta como coextensivo con la lógica, las matemáticas y la lingüística. C. S. Pierce, Charles Morris,' Rudolph Carnap y Margaret Mead, por ejemplo, han utilizado el término *semiótico* (o semiótica) para designar al análisis de la comunicación en su sentido más amplio. Uno de los pocos atisbos útiles originados a partir de estos intentos de síntesis es el reconocimiento de que, incluso en el lenguaje humano, una palabra o una frase proporcionan sólo una fracción mínima de los estímulos asociados con lo dicho. «Un árbol», por ejemplo, alude a una pequeña lista de propiedades que incluyen ciertos atributos generales de las plantas, como leñosidad, copa y tamaño relativamente grande. No especifica detalles relativos a estructura molecular, principios de ecología forestal o a cualquier otra de las cualidades del «ser árbol» que los dendrologistas tan sólo han empezado a delinear. En resumen, incluso el lenguaje humano es afectado por lo que los etólogos han denominado señales estímulos. T. A. Sebeok (1963, 1965), reflejando en la Zoología el punto de vista de la Lingüística, reconoció que la comunicación animal trata con los signos de una forma más explícita que el lenguaje humano, y sólo con esta base puede proporcionar útiles guías para un análisis más profundo de la Lingüística. Sugirió que el estudio de la comunicación animal fuera denominado «zoosemiótica», reconociendo el hecho de que está compuesto por dos elementos: el primero de ellos sería el énfasis fuertemente evolutivo de la Etología, que describe formas completas de conducta bajo condiciones naturales y deduce su significado adaptativo en el sentido genético; el segundo elemento son las técnicas lógicas y analíticas asociadas con la semiótica orientada hacia los seres humanos. Ha habido otros intentos de adaptar los principios de la semiótica humana a la descripción de la comunicación animal. Hockett y Altmann han elaborado una lista de los rasgos del lenguaje humano y la han usado para clasificar ciertos fenómenos del comportamiento animal. Otros investigadores, cuyos trabajos fueron revisados en el capítulo 8, han introducido las técnicas matemáticas de la teoría de la información, desarrolladas originalmente para estudiar la comunicación humana, en el estudio de los sistemas animales. Marler (1961, 1967) ha adaptado los sistemas objetivos de clasificación lingüística de Morris (1946) y Cherry (1957) en un intento de desantropomorfizar las descripciones del comportamiento animal.

Pero existe un peligro en el hecho de forzar una unión demasiado temprana entre los estudios del comportamiento animal y la lingüística humana. El lenguaje de los seres humanos tiene propiedades únicas facilitadas por un crecimiento extraordinario y aún sin explicar por completo del cerebro anterior. La gramática profunda hipotetizada por Chomsky y Postal, de existir realmente, es probable que sea un retrato tan diagnóstico del *Homo sapiens* como su condición de bípedo y peculiar anatomía glótico-laringeal, constituyendo en consecuencia una adaptación *de novo* que no puede ser homologada. La introducción de la terminología lingüística en la Zoología y viceversa, debería atacarse sólo de una forma exploratoria y eurística, sin congruencia entre clasificaciones zoológicas y lingüísticas forzadas. En mi ánimo está el tomar una fuerte aproximación fenomenológica a la comunicación animal, empezando por los hechos observados y clasificándolos haciendo pruebas por inducción.

FUNCIONES DE LA COMUNICACIÓN

El comportamiento social abarca un conjunto de fenotipos remotísimamente trasladados del DNA. En la medida que este es un fenómeno evolutivo muy lábil, lo más importante es la amplificación en la transcripción de la información desde los genes hasta el fenotipo de los individuos. También constituye la clase de fenotipo más fácilmente alterable por adición o supresión de componentes no relacionados. Por esto cuando se observa la comunicación a través de todos los grupos de organismos, los comportamientos incluidos se hacen tan eclécticos en la naturaleza como para escapar más allá de cualquier esperanza de homología, y tan divergentes en cuanto a función como para desafiar una clasificación simple.

Enfocando la cuestión de la labilidad y heterogeneidad de la conducta social llegamos rápidamente al meollo de la misma. La idea clave, explícitamente reconocida en el pasado raras veces, es que el arte de clasificar es básico para el estudio de la función en el comportamiento social. De hecho, la semiótica presenta justamente un caso más de los dos problemas clásicos de la teoría taxonómica: cómo definir la última unidad a clasificar (en este caso, la función), y cómo incluir estas unidades en una jerarquía de categorías que sirva de útil taquigrafía, mientras que al mismo tiempo permanezcan razonablemente próximas a la filogenia. En la taxonomía de organismos, la unidad básica es la especie. Los grupos de especies que más se parecen entre sí, juzgándolas según criterios ampliamente subjetivos y pertenecientes a un descendiente común, se agrupan en géneros. Los géneros similares y relacionados se incluyen en familias, éstas en órdenes y así hasta llegar a los filos y reinos. Al crear clasificaciones de funciones, los estudiosos del comportamiento animal emplean el mensaje como unidad básica. Aun cuando no haya taxonomistas que trabajen con especies, más o menos todos realizan las mismas operaciones mentales. Un conjunto de mensajes denominados «categoría de mensajes» es el equivalente semiótico a un género o una familia, y no es intuitivamente mejor que la definición de los mensajes individuales unidos entre sí. Ninguna fórmula «a priori» puede conferir a la categoría de mensajes un significado más profundo o una definición más frágil. Por este motivo la mejor forma de considerar el significado de la comunicación animal es empezar con un simple y relativamente bien definido catálogo de categorías funcionales, o sea, de «especies» o de nuestra clasificación semiótica, procediendo entonces al agrupamiento. Las categorías discutidas más arriba proporcionan un alcance relativamente completo acerca de la existencia de conocimiento, pero no están todo lo finamente divididas que se podría. Así pues, las señales sexuales podrían dividirse en seis subcategorías por lo menos, muchas de las cuales se solapan ampliamente, mientras que las señales de inhibición de casta en los insectos sociales podrían ser equiparadas con más precisión a muchas de las castas distinguibles, y así sucesivamente.

Facilitación e imitación

Tanto la inducción del comportamiento por la mera presencia de otro miembro de la especie, como la estricta imitación de otras formas de conducta (véase el capítulo 3), pueden considerarse como actos de comunicación en un sentido amplio. Puede argüirse razonablemente que la acción del modelo animal no «intenta» modificar el comportamiento del siguiente animal. Utilizando una expresión de MacKay (1972), el modelo no posee algo que evalúe el efecto de sus propias acciones, y por tanto la transmisión es percepción antes que comunicación. La distinción semántica puede salvarse de momento notando que, en muchos casos hay probabilidades de que exista un cierto grado de estimación. Las acciones de los miembros de grupos de familias y sociedades estrechamente unidas están con frecuencia altamente coordinadas, siendo ventajoso para los conductores así como para los seguidores el que el grupo actúe como una unidad. Las componentes de la locomoción han sido modificadas a menudo para servir como señales de inducción de la locomoción en los compañeros de grupo: el paso balanceante de los papiones hamadrías, por ejemplo, o el movimiento ritual de alas de las aves en bandada. Los insectos sociales han llevado la facilitación hasta un extremo en la coordinación de la actividad del grupo. Las avispas que parten en búsqueda de alimento tienden a activar a las otras que las circundan. Las hormigas y termes que inician la excavación del suelo y otras actividades concernientes a la construcción del nido atraen a sus compañeras de nido, las cuales se les unen en la tarea. La mera visión de otros individuos que se mueven con rapidez excita y atrae a las obreras de ciertas especies de hormigas. Esta forma de comunicación denominada quinopsis, contribuye a la captura y dominio de la presa. El resultado es la concentración de los esfuerzos del grupo en el espacio y el tiempo, una forma de coordinación que se manifiesta en la ventaja tanto del que emite la señal como del que responde.

Aviso

Una función complementaria de la facilitación y de la imitación es la observación persistente de las actividades de otros animales. La presencia de alimento o agua, la intrusión de un competidor territorial y la aparición de un depredador son cosas que pueden leerse a partir de los movimientos de los vecinos. El que el aviso sea una auténtica comunicación incluso en el sentido más liberal es algo que puede someterse a debate.

Contacto

Los animales sociales utilizan señales que sirven en algunas circunstancias únicamente para mantener a los miembros del grupo en contacto. El hábito se halla particularmente bien desarrollado en las especies que se mueven en condiciones de poca visibilidad. Los tapires del sur de América *(Tapirus terrestris)* utilizan una especie de «berrido graduado» para permanecer en contacto en medio de la densa vegetación de su hábitat lluvioso y forestal (Hunsaker y Hahn, 1965). El sifaka *Propithecus verreauxi,* parecido a los lémures, utiliza un sonido arrullador con el mismo propósito (Alison Jolly, 1966). El dúo, durante el cual parejas de animales intercambian notas en rápida sucesión, funciona como una señal mantenedora del contacto. El fenómeno se produce extensamente en batracios, aves, y en al menos dos especies de primates, *Tupaia palawanensis* y el siamang *Symphalangus syndactylus* (Hooker y Hooker, 1969; Williams y col., 1969; Lamprecht, 1970; Lemon, 1971b). Los cantos extraordinarios del cetáceo *Megaptera novaengliae,* recientemente analizados por Payne y McVay (1971), posiblemente sirvan para mantener a los miembros de la familia o del grupo en contacto, sobre todo durante sus largas migraciones transoceánicas. Los dúos de las aves y los cantos de los cetáceos se discutirán con más amplitud al final de este capítulo.

Reconocimiento individual y de clases

La capacidad para reconocer distintas castas se halla ampliamente extendida en los insectos sociales. Las reinas son tratadas de forma preferente, y las obreras las distinguen con facilidad de los miembros vírgenes de la misma casta. Dentro de estas grandes colonias, los individuos fecundos son como una obligación que es atendida por obreras nodrizas que constantemente lamen sus cuerpos y les ofrecen alimento regurgitado y huevos tróficos. Entre las abejas al menos, sólo tres feromonas se ven implicadas en este trato especial: el ácido *trans*-9-queto-2-decenoico y el ácido *trans*-9-hidroxi-2-decenoico, ambos procedentes de las glándulas mandibulares, así como un atractivo volátil no identificado procedente de las glándulas de Koschevnikov, localizadas en la base del aguijón. Las obreras de abejas sin aguijón (Meliponini) implicadas en la construcción de celdas de crianza dan vía a la aproximación de la reina del nido y le permiten consumir el néctar y polen regurgitados situados en la celdilla, pero sin que toque ninguno de los huevos puestos por ella misma en su extremo. Las diversas castas del género de termes *Kalotermes* elaboran cantidades ampliamente diferentes del atractivo primordial volátil 2-hexenol, y varían por tanto su capacidad de servir como focos de enjambrazón. Dentro de las colonias de los himenópteros sociales, los machos son usualmente discriminados en comparación con el grupo. Se les ofrece menos alimento por parte de las obreras (todas las cuales son hembras), y en períodos de escasez de alimento son frecuentemente expulsados del nido o asesinados.

Además de todos estos casos de identificación de castas por parte de las obreras, hay evidencias de que existe una capacidad aún más refinada para detectar diferencias entre formas de vida. En el género de hormigas relativamente primitivo *Myrmica,* las obreras son incapaces de reconocer las larvas recién nacidas de los huevos, por lo que cuando éstas emergen del huevo son abandonadas en medio del montón de los mismos. Tan pronto como mudan y entran en la segunda fase de desarrollo, sin embargo, son trasladadas por las obreras hacia otro montón (Weir, 1959). La tendencia a segregar las larvas, los huevos y las pupas en montones separados es un rasgo casi universal en las hormigas. Puede extraerse una sustancia de identificación de las larvas de la hormiga de fuego *Solenopsis invicta* y transferirse a señuelos inertes, lo que hace que las obreras los transfieran a los montones de larvas (Glancey y col., 1970). No obstante, las obreras de la mayoría de especies de hormigas son capaces de distinguir las larvas pertenecientes a dos o más clases de tamaño (LeMasne, 1953). La misma capacidad la poseen hasta un grado extremo las abejas primitivamente sociales alodapinas (Sakagami, 1960). En *Monomorium pharaonis,* las obreras son capaces de distinguir los huevos hembra de los machos (Peacock y col., 1954).

En la mayor parte de especies de insectos sociales, la identificación de la casta y el estadio de desarrollo parecen realizarse mediante un contacto de las antenas. Este hecho, en sí mismo, sugiere quimiorrecepción, a pesar de que Brian especulara en 1968 que muchas clases de larvas de *Myrmica* pudieran distinguirse también mediante ciertas diferencias pilosas que son muy evidentes para un observador humano que se guíe bajo pequeño aumento. Se conocen dos casos en que la comunicación parece realizarse por medio de olores transmitidos a distancia. Cuando las obreras de *Pogonomyrmex badius* ponen huevos tróficos (especializados en la alimentación de otros individuos), buscan larvas hambrientas al mismo tiempo que agitan sus antenas en el aire. Cuando llegan a una distancia de aproximadamente un centímetro de la cabeza de la larva, se mueven directamente hacia ella e inequívocamente depositan un huevo en sus partes bucales. Free (1969) ha demostrado que sólo el olor de las larvas hace que las obreras salgan a buscar polen. El efecto se ve mejorado si estas últimas tienen acceso directo a las primeras.

La capacidad de distinguir crías, jóvenes y adultos es un rasgo universal en los vertebrados. Se utilizan muchas moda-

lidades sensoriales de forma rutinaria, incluyendo sobre todo sonido, visión y olor. A menudo la respuesta es totalmente especializada y parecida a la de los insectos por su cualidad estereotipada. El pez cíclido *Haplochromis bimaculatus* distingue las larvas de la puesta sólo por el olor. Las respuestas características de los adultos pueden obtenerse situándolos en agua «de larvas» o «de frezas» de la que se hayan retirado previamente los estados inmaduros. Los padres de las aves altriciales reconocen a las crías del nido al menos en parte por la distinta apariencia de sus picos abiertos. En unas pocas especies, tales como algunas pertenecientes a los fringílidos, el efecto se ve mejorado por una espectacular coloración en la línea de la boca, que a veces se ve más embellecida por unas marcas especiales emparejadas (Nicolai, 1964; Eibl-Eibesfeldt, 1970). Sin embargo, se precisan a menudo estímulos contextuales. Los petirrojos jóvenes, por ejemplo, necesitan hallarse dentro del perímetro del nido para ser reconocidos por sus padres. Aquellos situados sólo a unos pocos centímetros del nido corren el riesgo de morir por inanición.

Entre las especies de vertebrados superiores es común que los individuos sean capaces de distinguirse entre sí por la peculiar forma de efectuar las señales. *Passerina cyanea*, los petirrojos americanos y otras aves canoras aprenden a discriminar los cantos territoriales de sus vecinos de los de aquellos extraños que ocupan territorios más alejados. Cuando se reproduce una grabación del canto de un vecino cerca de ellos, no exhiben reacciones desusadas, pero el de un extraño desencadena una tumultuosa respuesta agresiva. Este es el fenómeno de la enemistad que será descrito con mayor detalle en una posterior discusión de la territorialidad (capítulo 12). Los análisis efectuados por Falls (1969), Thielcke y Thielcke (1970) y Emlen (1972), han revelado las componentes en particular de los cantos, como frecuencia absoluta (en los gorriones de garganta blanca) y detallada morfología de las frases (en *Passerina cyanea*), que varían de un individuo a otro y son evidentes usadas por las aves con propósitos de identificación.

Las familias de aves marinas dependen de una similar personalización de las señales para mantenerse juntas como una unidad en las densas y clamorosas colonias de reproducción. Una gaviota argéntea *(Larus argentatus)* dormida es alertada por su compañera, pero no por los cantos similares de otras aves que circunden el nido (Tinbergen, 1953). Ocasionalmente, los alcatraces *(Sula bassana)* son observados dirigiéndose en la dirección de su pareja antes de que aparezcan a la vista. Es posible que los cantos de aterrizaje, que White y White (1970) observaron que variaban marcadamente de un alcatraz a otro, sirvan como indicaciones de identificación. Los jóvenes de pájaro bobo *(Uria aalge)* aprenden a reaccionar selectivamente al canto de sus padres durante los primeros días de su vida, mientras que éstos rápidamente aprenden a distinguir a sus propias crías (Tschanz, 1968). Los adultos de charrán real *(Sterna maxima)* reconocen a sus propias crías por sus cantos y ocasionalmente, sólo por su apariencia visual (véase la figura 9-1). Y lo que todavía es más notable, reconocen sus propios huevos cuando éstos son colocados por el experimentador en otro nido próximo (Buckley y Buckley, 1972).

Podemos esperar hallar elementos personalizados en los vínculos de la pareja y en las señales de contacto de algunas especies. Las parejas del alcaudón bubú *Laniarius aethiopicus* aprenden a cantar a dúo. Al hacerlo, emiten combinaciones de frases lo bastante individuales como para permitirles reconocerse aun cuando ambas permanezcan ocultas la mayor parte del tiempo entre la densa vegetación (Thorpe y North, 1965, 1966).

Los mamíferos están igualmente capacitados para distinguir entre individuos de la misma clase. Distintas especies utilizan una gran variedad de señales para distinguir entre la pareja y la descendencia de los advenedizos. Los rostros de gorilas, chimpancés y monos de cola roja *(Cercopithecus nictitans)* son tan variables a los ojos de los observadores humanos que éstos pueden distinguir los individuos a simple vista. Es posible que los primates no humanos igualmente visuales también puedan hacerlo (Marler, 1965; van Lawick-Goodall, 1971). Algunas especies de mamíferos usan secreciones con el fin de impartir una señal olorosa personal a su alrededor o a los otros miembros del grupo social. Como todos los propietarios de perros saben, estos animales orinan en localizaciones regulares de su territorio en proporciones que exceden las necesidades fisiológicas. Lo que es mucho menos apreciado es la función comunicativa a la que sirve este comportamiento: una sustancia olorosa contenida en la orina identifica al animal y anuncia su presencia a los potenciales intrusos de la misma especie. La señalización olorosa sirve probablemente como frontera repulsiva en el lobo ancestral para mantener el territorio de la jauría libre de invasores. Tal y como demostrara Heimburger (1959), este comportamiento se halla muy difundido, si no es universal, entre otras especies de Cánidos. Los tigres y los gatos domésticos establecen postes olorosos y territorios parciales aproximadamente de la misma forma. La especie de lémur *Lemur fulvus*, que se cuentan entre los primates con más fino olfato, pueden reconocer a los individuos de la misma especie basándose en la secreción de la glándula perineal (Harrington, 1971). Los roedores usan sustancias olorosas con profusión en sus interacciones sociales; *Gerbillus*, por ejemplo, puede discriminar individuos mediante los olores urinarios, aún cuando la orina esté diluida a una parte por mil (Dagg y Windsor, 1971).

Los machos del marsupial de Nueva Guinea *Petaurus papuanus*, que presentan una espectacular pero superficial analogía con las ardillas voladoras, van aún más lejos. Son capaces de distinguir olores a niveles específico, individual y de grupo. El macho marca a su pareja con una secreción procedente de una glándula situada en la frente. Utiliza otras secreciones originadas en sus extremidades, tórax y cerca de los cuartos anteriores, así como en su saliva, para marcar su territorio. En ambos casos los olores son lo bastante específicos como para que el macho los distinga de los de otros (Schultze-Westrum, 1965; véase la tabla 9-1). De forma muy paralela, los machos del conejo europeo *Oryctolagus cuniculus* usan las

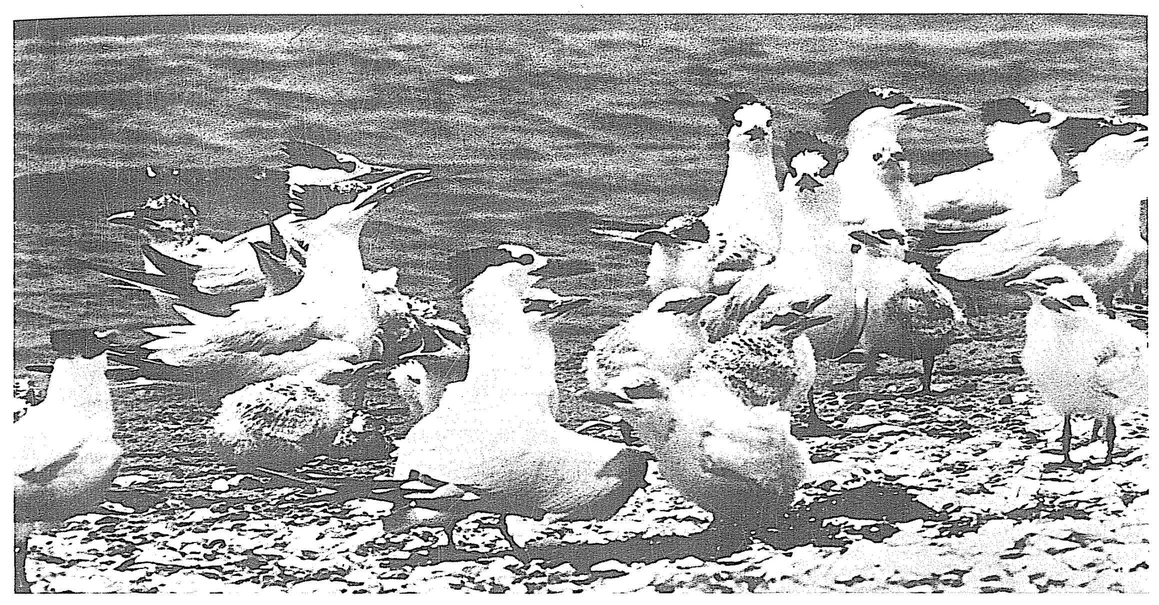


Figura 9-1

Los adultos y las crías del charrán real se mezclan en una zona dispersa. Bajo tales circunstancias, los adultos pueden reconocer a su propia descendencia mediante rasgos individuales en la voz y la apariencia de las jóvenes aves. En el centro de la fotografía, un progenitor resguarda a su cría con un ala medio extendida. (De Buckley y Buckley, 1972.)

secreciones de la glándula anal para marcar el territorio de las conejeras en que habitan. Las secreciones mezcladas con orina son de olor específico para los individuos. Las glándulas anales, así como las submandibulares que desempeñan una función similar, se desarrollan en correlación con el rango del animal, por lo que sólo los machos adultos son capaces de impartir sus propias señales olorosas (Mykytowycz, 1965, 1968).

Las sustancias olorosas de los mamíferos parecen adquirir su individualismo a través de sutiles variaciones en la composición de mezclas complejas. La sustancia olorosa tarsal del venado de cola negra *Odocoileus hemionus columbianus*, por ejemplo, contiene docenas de componentes que varían en proporción de un animal a otro. Olfatean y lamen los órganos tarsales del otro, siendo capaces de discriminar a los individuos sólo con esta base quimiorreceptiva. Dietland Müller-Schwarze, R. M. Silverstein y sus colaboradores han hallado al menos cuatro sustancias que liberan respuestas cualitativamente idénticas a las producidas por la totalidad de la sustancia olorosa tarsal. Se trata de lactonas insaturadas con alrededor de 12 átomos de carbono; se ha identificado al componente principal como el ácido *cis*-4-hidroxidodec-6-enoico lactona (Müller-Schwarze, 1969). El uso de señales olorosas personales en el reconocimiento está ampliamente extendido en otros grupos de mamíferos, habiéndose documentado en grupos tan distintos como los ratones (Hahn y Tumolo, 1971) y leones (Schaller, 1972), pero la naturaleza química de las feromonas de identificación continúa estando muy inexplorada.

El reconocimiento individual también ha sido descubierto en dos especies de invertebrados no sociales, cuyos adultos forman parejas de vínculos sexuales de larga duración: el crustáceo que come estrellas de mar *Hymenocera picta* (Wickler y Seibt, 1970) y la cochinilla del desierto *Hemilepistus reaumuri* (Linsemair, 1972). Las cochinillas también distinguen a

Tabla 9-1

Fuentes de secreción usadas por los petauros del azúcar (Petaurus breviceps) *para señalizar los territorios y compañeros. (De Schultze-Westrum, 1965.)*

Fuente del olor	Señalización territorial					Marcaje de la compañera
	Anal	Oral	Pédica	Costados	Esternal	
Olores primarios de						
Glándula frontal						+
Glándula esternal					+	
Glándulas de la región anal	+		+			
Glándulas plantares			+			
Mezclas olorosas secundarias de						
Saliva		+				
Pelaje				+		+

su descendencia de la de otros padres, utilizando secreciones de los individuos que son intercambiadas de un lado para otro entre los animales jóvenes (Linsemair, 1972). El empleo de olores en la superficie del cuerpo para el reconocimiento de los compañeros de la colonia constituye un rasgo casi universal en los artrópodos totalmente sociales, o sea, en los insectos sociales. En la mayoría de especies, pero no en todas, las obreras reconocen instantáneamente a los forasteros y los expulsan del nido o los matan. Nixon y Ribbands (1952) demostraron experimentalmente que las sustancias olorosas de reconocimiento en la abeja se derivan, al menos en parte, de la dieta, mientras que Lange (1960) probó que tanto la dieta de las obreras como la naturaleza química de las paredes del nido pueden contribuir al olor de la colonia en la hormiga *Formica polyctena*. Además de estos elementos extrínsecos del olor epicuticular, existen componentes determinados genéticamente que permiten a las obreras distinguir a miembros de especies extrañas y probablemente, en cierta medida, de insectos distintos. Se han presentado ciertas evidencias que sugieren que el olor de la colonia de las hormigas carpinteras *(Camponotus)*, al menos parcialmente, tiene su origen en la reina (Hölldobler, 1962). La literatura respectiva a los olores de la colonia, que es extensa pero se halla aún en estado embrionario, ha sido revisada recientemente por Wilson (1971a). Todavía no se conoce nada de importancia crucial acerca de las sustancias olorosas. Hasta que no se obtenga tal información, será inútil especular sobre el origen de la secreción de éstas, su transmisión, o la contribución relativa a la discriminación de las variaciones fenotípicas y genéticas dentro y entre especies.

Los puristas pueden argüir que la identificación de un animal no constituye una auténtica comunicación. No obstante, el resto del repertorio social depende de la constante salida de tal información. Las alteraciones benignas de esta salida causan un pronto cambio en las interacciones de los miembros del grupo. Si los experimentadores retiran una larva de hormiga del montón de descendientes y la sitúan en una cámara adyacente y menos apropiada, las obreras pronto la recogen y la devuelven a su lugar. Si éstos lavan ligeramente su cutícula con un disolvente que altere el olor de la larva, es matada y devorada. Cuando los experimentadores proporcionan una cría a una madre no impregnada de su olor personal, es rechazada y dejada morir de inanición. En cada uno de estos casos se activan otras formas de conducta, pero son dependientes, en su orientación y cronometraje, de la constante recepción de señales de identificación.

Señalización de la posición relativa (status)

Diversas peculiaridades en la apariencia y señalización, con frecuencia de naturaleza metacomunicativa, sirven para identificar el rango de los individuos dentro de una jerarquía de dominancia. Este tema, con otro contexto, fue discutido en el capítulo 8.

Solicitación y ofrecimiento de alimento

Elaborados sistemas de solicitación y donación de alimento han evolucionado repetidas veces en aves y mamíferos. Las aves que construyen nidos reconocen a los progenitores que vuelven gracias a cantos de aterrizaje, visión del movimiento de los cuerpos paternos por encima del nido, las sacudidas del nido cuando los adultos se posan en él, o combinaciones de tales señales. Ellos responden entonces abriendo la boca. Los desencadenadores visuales de la boca en los polluelos inducen a los padres a depositar porciones de alimento o a regurgitarlas en ella. Otras señales más específicas pueden acompañar a los intercambios. El conspicuo punto rojo de la parte inferior del pico en la gaviota argéntea guía a los jóvenes hacia el lugar exacto de la anatomía paterna donde es más probable que reciban alimento regurgitado (Tinbergen, 1951). A medida que crecen y se hacen más ágiles, los descendientes utilizan con más frecuencia conspicuos movimientos de alas al mismo tiempo que solicitan alimento. El ibis eremita *(Geronticus eremita)* y la golondrina maderera de Australia *(Artamus)* extienden sus alas y las agitan con suavidad, al mismo tiempo que emiten cantos (Immelmann, 1966; Wickler, 1972a). Entre las aves, la solicitación y donación de alimento están ausentes o como mucho, reemplazadas por una especial forma de incitación. Cuando la hembra de las aves domésticas descubre alimento, atrae a los pollitos a su lado cloqueando. También puede picotear conspicuamente el suelo tomando porciones del alimento y dejándolas caer al suelo de nuevo (Wickler, 1972a).

Los mamíferos que alimentan a sus crías primariamente amamantándolas usan señales de solicitación y donación de alimento relativamente simples. Entre ciervos, antílopes y ungulados próximos, las madres que dan a luz una sola cría o gemelos permanecen de pie en una postura patitiesa y dejan que los jóvenes se aproximen por debajo para mamar. Aquellos

que tienen partos múltiples, como los cerdos y especies próximas (Suidos), yacen sobre un costado (Fraser, 1968). En ambos tipos de ungulados, los jóvenes son extraordinariamente precoces; en el caso extremo de los gnús y los cerdos, son capaces de andar y de seguir a la madre al cabo de una hora del alumbramiento. Durante las raras visitas para alimentar a las crías, la madre tupaia *(Tupaia glis belangeri)* los monta a horcajadas en una postura patitiesa (Martin, 1968). Los progenitores de algunas especies de mamíferos usan técnicas especiales para conseguir que su descendencia se desvíe hacia formas más adultas de nutrición. A medida que ardillas, ratas y otros roedores se hacen mayores, aprenden a tomar el alimento de la boca de la madre directamente cuando los lleva al lugar donde moran, obteniendo una experiencia que les servirá luego para distinguir los alimentos más apropiados, cuando deban buscarlos por sí mismos. *Suricata suricatta,* pariente de la mangosta, ha añadido la incitación a la alimentación en este procedimiento. Cuando la madre trae comida a la morada, la ofrece primero a los pequeños sosteniéndola con su boca. Si éstos no responden de forma adecuada, se pone a saltar delante de ellos hasta que toman la comida directamente de ella (Ewer, 1963). Los chacales, perros salvajes africanos y los lobos regurgitan el alimento para sus pequeños como los pájaros, y éstos han desarrollado una apropiada forma de comunicación que inicia el comportamiento: frotan vigorosamente el hocico contra los labios de los adultos en un intento de inducir la regurgitación, metiendo a veces la cabeza entre las mandíbulas para obtener la comida directamente de la boca de los padres (Mech, 1970; H. y J. van Lawick-Goodall, 1971).

Una forma aberrante de intercambio de alimento es la empleada por el koala *(Phascolarctos cinereus),* un especializado marsupial australiano que se alimenta exclusivamente de las hojas del eucalipto. Alrededor de un mes antes de que el pequeño koala empiece a consumir hojas por sí mismo, la madre suplementa su lactancia con una forma especial de heces que difieren de las normales. Este material, que consiste en una pasta suave de hojas a medio digerir, es lamido directamente del ano materno por parte del joven koala (Minchin, 1937). El comportamiento es notablemente similar a la trofalaxia anal de los termes, para describirlo sucintamente, y pudiera servir al mismo propósito de transferir microorganismos simbióticos digestivos de un individuo a otro y de una generación a la siguiente.

Tanto la solicitación como el intercambio de alimentos entre adultos, en oposición a lo que sucede entre adultos y jóvenes, es rara en los vertebrados. Los perros salvajes africanos que vuelven de una fructífera cacería, regurgitan alimento para los que se han quedado atrás (Kühme, 1965a, b). Macacos, babuinos, gibones y chimpancés adultos solicitan alimento ocasionalmente, ya sea mediante apacibles intentos de tomarlo de otros acompañados de posturas de conciliación o presentando las manos con las palmas hacia arriba. Entre babuinos y chimpancés, solicitación y reparto de alimento son más frecuentes en aquellas raras ocasiones en que uno de los individuos captura un pequeño antílope, mono o alguna otra presa, poseyendo un control sobre la carne fresca.

El intercambio de alimento alcanza un desarrollo extremo en los insectos sociales, y de hecho es fundamental para la organización de sus colonias. Cuando el alimento es líquido, liberándose por regurgitación o segregándose por glándulas especiales asociadas con el tracto digestivo, el intercambio se denomina *trofalaxia.* Ésta se halla muy extendida pero es universal entre los insectos más sociales. Generalmente se da en las avispas eusociales, incluyendo al género más primitivo en este sentido, que es *Polistes.* Se da según un modelo altamente irregular en las abejas, reflejando tanto la posición filogenética de la especie implicada como sus limitaciones debidas a los hábitos alimentarios y a las formas del nido. En los abejorros, un grupo primitivamente social, las obreras simplemente colocan el polen sobre los huevos o las larvas, existiendo muy poco contacto directo entre los adultos y las larvas. No obstante, el intercambio de alimento líquido es muy raro (Free, 1955b). Las abejas halictinas sellan las celdas de reproducción, pero las hembras de algunas de las especies menos sociales las abren para introducir provisiones a intervalos frecuentes, mientras que las de especies superiores socialmente las mantienen abiertas y atienden a las larvas con regularidad (Batra, 1964; Plateaux-Quénu, 1972). Aun así, no existen hasta ahora evidencias de que los adultos regurgiten para las larvas o entre sí, habiendo fracasado todos los esfuerzos deliberados en el sentido de inducir tal intercambio en colonias en cautividad de *Lasioglossum* (incorporando *Dialictus* y *Evylaeus*) (Sakagami y Hayashida, 1968; Michener y col., 1971). Las celdas de reproducción selladas impiden a los adultos de las abejas sin aguijón (Meliponini) alimentar a las larvas, pero la regurgitación entre adultos es algo común (Sakagami y Oniki, 1963). Aunque las celdas de reproducción de las colonias de abejas se mantengan abiertas y las obreras las aprovisionen continuamente, no nutren a las larvas por regurgitación directa dentro de las partes bucales. Las abejas adultas, en contraste, se regurgitan entre sí en una proporción muy elevada. Las obreras regurgitan agua, néctar y miel entre sí, pero las larvas y reinas reciben la mayor parte de las proteínas a partir de la jalea real o de la secreción de las glándulas hipofaríngeas (Free, 1961b). Las abejas alodapinas regurgitan para sus larvas, las cuales se hallan en la cavidad central del nido, pero no lo hacen entre sí (Sakagami, 1960).

La trofalaxia en las hormigas también se refleja en la filogenia. Las obreras de todas las especies del complejo mirmecioide estudiadas hasta la fecha participan en el intercambio de alimento líquido. En las primitivas hormigas bulldog, que comprenden a la subfamilia Myrmeciinae, el hábito es más bien raro o incluso frecuente, pero pobremente ejecutado (Freeland, 1958). En las subfamilias superiores de mirmecioides (Aneuretinae, Dolichoderinae y Formicinae) el intercambio es frecuente, y en las dos últimas subfamilias es lo bastante prevaleciente como para desembocar incluso en una amplia distribución de líquido por todas las fuerzas de obreras de la colonia.

Entre los grupos principales del complejo poneroide, la trofalaxia es mucho más variable y muestra unos extremos inferiores de desarrollo de los mirmecioides. Aparentemente falta en *Amblyopone*, una de las ponerinas vivientes más primitivas, pero se ha observado que se da de forma limitada en otras ponerinas, puesto que se ha realizado una investigación especial en ellas (Haskins y Whelden, 1954). Algunas especies de hormigas, por ejemplo algunas pertenecientes a *Myrmecia, Pogonomyrmex, Leptotorax, Dolichoderus, Iridomyrmex* y *Formica*, suplementan la trofalaxia con la puesta y donación de huevos especiales alimenticios (tróficos); y al menos una especie de *Pogonomyrmex (P. badius)* ha suplido la trofalaxia de manera absoluta por una peculiar forma de intercambio de alimento.

La trofalaxia también es general en los termes (Alibert, 1968; Noirot, 1969a). En todas las especies inferiores de termes examinadas hasta la fecha pertenecientes a las familias Kalotermitidae y Rhinotermitidae, los miembros de la colonia se alimentan entre sí tanto con productos «estomodeales» como «proctodeales», originándose los primeros en las glándulas salivales e intestino anterior, y los segundos en el intestino posterior. Las materias estomodeales son la principal fuente nutritiva de la pareja real y de las larvas. Es un líquido claro, aparentemente de un origen en su mayor parte secretor, pero con alguna adición ocasional de fragmentos de madera. Las materias proctodeales se emiten por el ano. Son totalmente distintas de las heces ordinarias pues contienen flagelados simbióticos de los que aquellas carecen, presentando una consistencia más acuosa. Evidentemente, la función más importante de la trofalaxia proctodeal es la donación de flagelados a las compañeras de nido, las cuales los pierden durante la muda. Los termes presentan el típico rasgo de los insectos de cambiar los refuerzos quitinosos tanto del intestino anterior como del posterior, en cada muda. Estos refuerzos de ambas partes intestinales son eliminados por el ano uno o dos días después de la muda, arrastrando con ellos los protozoos vitales simbióticos del intestino posterior. El termes que acaba de mudar, privado ahora de los únicos medios que tiene para digerir la celulosa, debe conseguir una nueva fauna protozoaria de sus compañeros de nido. El fluido proctodeal liberado en la trofalaxia anal, sirve casi con toda certeza de fuente secundaria de nutrición, pero su importancia desde este punto de vista aún no ha sido analizada. Los termes superiores (Termitidae) no dependen de flagelados simbióticos para digerir la celulosa, y también han perdido el hábito de la trofalaxia anal. Al mismo tiempo, los estados inmaduros han llegado a ser completamente dependientes del líquido estomodeal. A diferencia de las larvas de los termes inferiores, las de estas últimas son morfológicamente muy distintas de los individuos adultos, pues sufren una radical transformación en la segunda o tercera muda. Hasta que esto no ocurre, son totalmente blancas, con débiles exoesqueletos y mandíbulas no funcionales. Noirot ha sugerido que el líquido usado para alimentarlas no es más que saliva. Las ninfas de más edad de los Termitidae también reciben líquido estomodeal, pero también son capaces de consumir madera y fragmentos de hongo.

Algunos artrópodos presociales también practican formas complejas de intercambio alimentario. La hembra del grillo zapador *(Anurogryllus muticus)* alimenta a sus ninfas con huevos tróficos (West y Alexander, 1963). La hembra del escarabajo enterrador *(Necrophorus)* interactúa con sus larvas de forma muy parecida a las aves. Cuando se aproxima a ellas, levantan la parte anterior de sus cuerpos mientras realizan movimientos que parecen de solicitación. La hembra abre entonces sus mandíbulas y regurgita líquido a cada larva por turno (Pukowski, 1933). Y lo que es más sorprendente, las hembras de unas pocas especies de arañas pertenecientes a la familia Theridiidae, regurgitan para sus jóvenes con regularidad (Kaston, 1965; Kullmann, 1968).

La trofalaxia, según los análisis realizados hasta la fecha, está regulada por combinaciones de señales táctiles y químicas. En general, los donantes potenciales reconocen y se aproximan a los receptores potenciales primariamente por medio de señales químicas, quizás estimuladas por contacto; pero la solicitación se consigue mediante señales táctiles especializadas. Las hormigas donantes altamente motivadas se aproximan a las compañeras de nido de frente, abriendo ampliamente sus mandíbulas y regurgitando gotas de líquido en ofrecimiento. En contraste, la solicitación consiste en buena parte en el rápido pero ligero repiqueteo de las antenas o patas anteriores sobre los labios del donador potencial, con las piezas bucales engoznadas justo en la abertura oral. Esto provoca una regurgitación reflexiva del contenido del intestino anterior (Hölldobler, 1970). De forma parecida, un terme inicia la trofalaxia anal acariciando los segmentos abdominales terminales de otro individuo con las antenas y piezas bucales, causando la extrusión de una gota de sustancia proctodeal.

Free (1956) utilizó una serie de ingeniosos experimentos para analizar los desencadenadores de la conducta trofaláctica en la abeja. A la cabeza se dirigen más petición y oferta que a cualquier otra parte del cuerpo, y una cabeza recientemente separada del resto del cuerpo basta para causar una u otra reacción. Free notó que las cabezas pertenecientes a compañeras de nido eran preferidas a las de las extrañas. Tan importante es el olor que obtuvo incluso respuestas ocasionales con pequeñas bolas de algodón que habían estado en contacto con las cabezas de las abejas. Las antenas también constituyen un potente estímulo. Las cabezas que carecen de ellas son menos efectivas, y la pérdida puede remediarse insertando unas antenas artificiales con la longitud y diámetro apropiados en las cabezas que no las tienen. En apariencia, las antenas sirven no sólo de desencadenadores, sino también como guías para las abejas cuando éstas se tocan entre sí con sus partes bucales inferiores.

Los estudios de Montagner (1966, 1967) sobre las avispas sociales pertenecientes al género *Vespula* indican que la comunicación trofaláctica es sutil y prolongada. Cuando este investigador repitió los experimentos de Free usando avispas en

lugar de abejas, los resultados fueron en su mayor parte negativos. Está claro que el olor de las cabezas de obreras decapitadas atrae a otras obreras que parecen preparadas para intercambiar alimento, pero la cabeza inerte no basta por sí sola para inducir la solicitud y la oferta. Las antenas artificiales fijadas a cabezas cercenadas y sometidas a vibraciones comprendidas entre los 20 y 100 ciclos por segundo inducen alguna regurgitación, pero las obreras vivas dejan de establecer contacto en siete segundos o menos. Montagner ha probado que la trofalaxia está mantenida sólo cuando la pareja se enzarza en una señalización continua y recíproca con las antenas, de acuerdo con el modelo específico mostrado en la figura 9-2.

La trofalaxia en los insectos sociales es una materia complicada que se adentra en la fisiología de la determinación de castas, comportamiento de dominación, división del trabajo, emisión de feromonas y otros muchos aspectos de la organización de la colonia. La gran cantidad de literatura que versa sobre el tema ha sido resumida recientemente por Wilson (1971a).

Aseo e invitación al aseo

El aseo es un ecléctico conjunto de conductas evolucionadas en diversas combinaciones por muchas líneas de animales filogenéticamente distintos. Aun cuando los comportamientos se parezcan entre sí de una forma superficial, difieren en muchos detalles mecánicos y sirven para una gran diversidad de funciones. De todas formas, la reunión de todas las clases de aseo en una sola categoría funcional es, francamente, un artificio tomado por conveniencia y una concesión parcial a nuestro imperfecto conocimiento del significado adaptativo de la mayoría de sus variantes individuales.

Actualmente no puede obtenerse una generalización acerca del significado del aseo tanto en vertebrados como en insectos sociales. Los vertebrados usan el aloaseo (aseo de otros individuos) en cierta medida como un mecanismo higiénico cooperativo, siendo probable que ésta sea su función primitiva. Sin embargo, el aloaseo es uno de los comportamientos más fácilmente ritualizables, habiendo sido repetida y consistentemente transformado en señales conciliatorias y de unión. A menudo estas funciones sociales ocultan por completo la función higiénica, que en casos extremos puede faltar totalmente. En los insectos sociales, el aloaseo constituye aún un proceso altamente misterioso. Pudiera ser básicamente higiénico, pero faltan evidencias directas al respecto. En algunos casos distribuye feromonas, pudiendo servir también para esparcir e imprimir el olor de la colonia. No obstante, tanto en insectos sociales como en vertebrados, el aloaseo parece haber evolucionado, al menos en cierta medida, como mecanismo de unión del grupo.

El aloaseo en las aves, denominado con más precisión arreglo de las plumas, se dedica mayormente, si no de forma exclusiva, a la comunicación (Sparks, 1965, 1969; Harrison, 1965). El comportamiento tiene una distribución filogenética

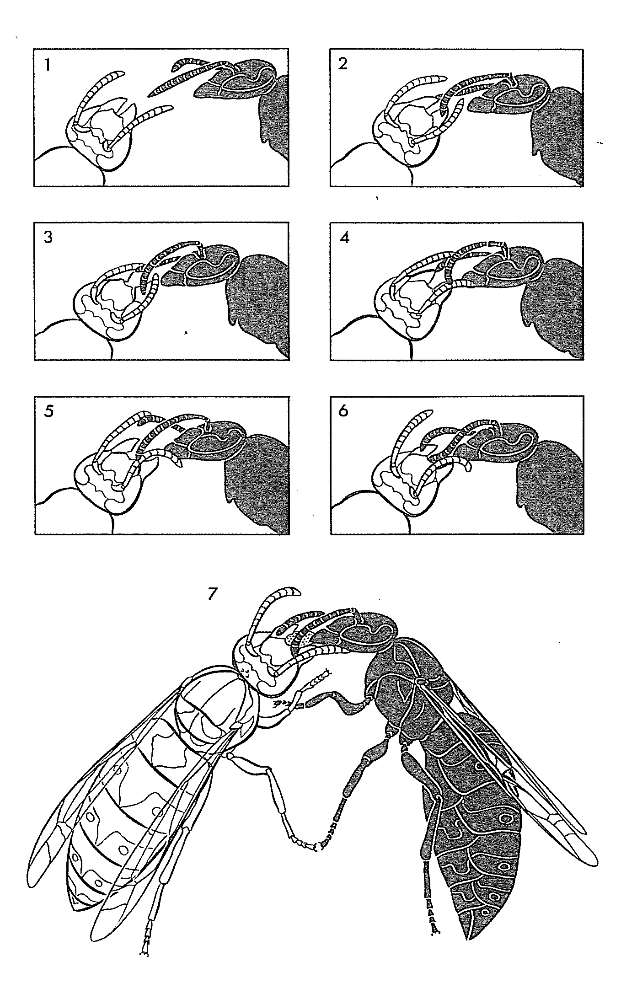


Figura 9-2
Trofalaxia entre obreras de la avispa social Vespula germanica. *La solicitante de la derecha se aproxima a la dadora y sitúa los extremos de sus flexibles antenas sobre las partes bucales inferiores de esta última* (1, 2); *la dadora responde cerrando sus antenas entre las de la primera* (3), *que empieza a golpearle suavemente las partes bucales* (4-7). *De continuar esta interacción, la dadora empezará a regurgitar, con lo que la solicitante podrá alimentarse. (De Wilson, 1971a, basado en Montagner.)*

difusa dentro de este grupo y sólo en una minoría de especies. Está limitado casi en su totalidad a especies que presentan una gran cantidad de contacto corporal, como las de Estrildidae, Timalidae, Zosteropidae y papagayos Psittacidae. Un comportamiento social avanzado puede ser correlacionado con el contacto corporal, ya que algunos cuervos y aves relacionadas Corvidae se aloasean mientras que mantienen las distancias individuales. El aloaseo de plumas sirve a menudo de ostentación apaciguadora: cuando las aves responden a injurias o ataques como si fueran a ser aseados, el ataque es típicamente inhibido. Al menos en una especie, el enmantecado *Molothrus ater*, el comportamiento se da como una actividad redirigida cuando los intentos de ataque del mismo se ven frustrados. Además de estar asociado con el contacto corporal y con la sociabilidad, el aloaseo es muy frecuente en especies que son sexualmente dimórficas, o que forman parejas persistentes, o en ambos casos; alcanza su máxima intensidad en las especies cuando las aves son criadas juntas o se reúnen después de una prolongada ausencia. Las aves utilizan posturas de invitación distintivas, como el ahuecamiento del plumaje y la retirada de la cabeza como si se protegieran los ojos. En la mayor parte de los casos, estas posturas son plausiblemente interpretadas como movimientos modificados de apaciguamiento o retirada. Los movimientos de aseo de las plumas se dirigen sobre todo a la cabeza, una de las partes del cuerpo que son más difíciles de alcanzar por el animal. Esta circunstancia podría indicar que el aloaseo de las plumas en las aves también tiene una componente de limpieza puramente funcional que ha sido largamente oscurecida en la evolución debido a su ritualización en una señal.

El aloaseo está muy extendido entre los roedores, en los que consiste en suaves mordiscos en el pelaje (véase la figura 9-3). El comportamiento se observa con más frecuencia en situaciones conflictivas, aun cuando también se da bajo otras circunstancias donde ninguno de los animales participantes parece mostrarse agresivo o tenso. El aloaseo se encuentra esporádicamente en otros mamíferos. Quizá la forma más ritualizada sea la desplegada por el muflón *(Ovis ammon)*, un carnero montaraz de la región mediterránea meridional. Poco después de que dos machos hayan luchado por la dominación, el perdedor ejecuta una ceremonia de apaciguamiento durante la cual lame el cuello y los hombros del vencedor. A menudo el animal dominante se arrodilla, o sea, se pone sobre los «codillos» para ayudar en el proceso (Pfeffer, 1967).



Figura 9-3
El aseo en ratas silvestres consiste en un suave mordisqueo del pelaje. Como en otros mamíferos, su papel en la comunicación es, primariamente, de conciliación. (De Barnett, 1958.)

Entre los primates, el aloaseo es una forma de vida. Recorriendo todos los grupos filogenéticos, se puede detectar una marcada variación desde la dependencia de la boca y dientes, hasta el uso casi exclusivo de las manos. Los tupaias se asean con sus dientes y lenguas, empleando los inclinados incisivos inferiores a modo de «peine». Los lémures, los animales más primitivos que son indisputablemente primates, emplean dientes, lengua y manos en estrecha coordinación (Buettner-Janusch y Andrew, 1962). En los primates superiores, las manos son los principales instrumentos de aseo. Los movimientos básicos consisten en pasar los dedos pulgar e índice por el pelo, frotando el primero de forma rotativa y variable en contra de la implantación del pelo, rascando y rastrillando el pelo y la piel suavemente con las uñas. Los objetos capturados con estos movimientos son llevados hacia la boca para ser degustados, y a veces comidos (Sparks, 1969). Se han observado movimientos desusados. El gelada, un mono de largo pelo que habita en el suelo, levanta una gran cantidad de pelo con una mano, mientras que con la otra busca. Sorprendentemente, chimpancés y gorilas exploran el pelo con sus móviles labios, comportamiento que probablemente haya evolucionado de forma secundaria.

El aloaseo en los primates superiores sirve al menos en parte para limpiar a los miembros de la tropa. Los parásitos son sistemáticamente retirados mediante movimientos manuales, mientras que las heridas se limpian con la mano y a veces incluso son lamidas (Carpenter, 1940; Simonds, 1965). En su estudio sobre el langur de Nilgiri *(Presbytis johnii)*, Poirier (1970a) halló que el 62 % del tiempo empleado en el aloaseo estaba dirigido hacia las áreas del cuerpo que el receptor no podía alcanzar por sí mismo.

Al mismo tiempo, la mayor parte de especies de primates emplean el aloaseo representando un papel fuertemente social. Durante los continuos encuentros entre miembros de la tropa, el aseo está recíprocamente relacionado con la agresión: a medida que una interacción aumenta de frecuencia e intensidad, disminuye la otra. En situaciones tensas, los animales ofrecen aseo o presentan sus cuerpos para ser aseados. Estos gestos raras veces están seguidos de lesiones o peleas, y en general parecen servir para evitar la agresión. En la mayor parte de especies de primates superiores, los animales dominantes parecen ser aseados desproporcionadamente por parte

de sus subordinados. La relación, si es descubierta por futuros estudios, está completamente de acuerdo con nuestra idea del primitivo papel del comportamiento, ya que es el receptor quien recibe el mayor beneficio. A pesar de esta generalización, existe al menos una excepción que es desconcertante: en el mono araña *Ateles geoffroyi*, los miembros de rango más elevado de la caterva realizan la mayor parte del aseo (Eisenberg y Kuehn, 1966). Las madres se ocupan mayormente de sus crías, los miembros de las pandillas entre sí, y los adultos apareados de sus consortes sexuales. Saayman (1971b) mostró cómo el modelo de aseo en las hembras de los babuinos chacma varía de una forma que hace indiscutible el significado social. Las hembras no grávidas y las que amamantan asean menos e interactúan con preponderancia entre sí. Las hembras en ciclo estrual son la clase más involucrada en el aseo. En su fase folicular se acompañan sobre todo de hembras juveniles y subadultas; a medio ciclo, viran hacia los machos adultos, mientras que se asean menos con los subadultos. Un modelo similar es el reportado por Kaufmann (1967) en los macacos rhesus. De igual importancia, el aloaseo se halla más prominentemente desarrollado y tiene su papel social más claramente definido en las especies más agresivamente organizadas (Marler, 1965; Sparks, 1969). Es la forma más importante de pasar el tiempo en la interacción social de macacos y babuinos, pero es infrecuente y más limitada a una función de limpieza en el relativamente pacífico gorila y en monos de cola roja. Los chimpancés proporcionan una ambigua evidencia con respecto a esta regla. Jane van Lawick-Goodall considera el aloaseo como la principal actividad social en el Gombe Stream Park. Pero Reynolds y Reynolds (1965) fueron testigos sólo de 57 casos claros del comportamiento durante 300 horas de observación en el bosque de Budongo, un dato más consistente con la naturaleza relativamente no agresiva de esta especie.

A pesar de que la invitación al aseo en los primates superiores no está especializada en general, varía marcadamente de una especie a otra. Un gorila presenta primero sus posaderas en un apaciguamiento ritual y ofrece luego al compañero la parte que desea que asee (Schaller, 1965a, b). Los macacos rhesus bloquean los movimientos de un prospectivo aseo, pero de una forma relajada y no agresiva. También yacen dando la espalda al animal solicitado, e incluso presentan el cuello o el pecho. Los babuinos típicamente ofrecen un hombro o una cadera y los monos de Syke *(Cercopithecus mitis)* lo alto de la cabeza, mientras que los talapones *(C. talapoin)* yacen de espaldas para presentar la nuca (Rowell, 1972). Mientras el que asea se concentra en la zona que está limpiando, el receptor relaja su cuerpo, pudiendo incluso cerrar los ojos y aparentar dormir. Ambos actores chasquean periódicamente sus labios, una señal de apaciguamiento que es general entre los primates.

Las obreras de la mayoría de insectos sociales asean a sus compañeras de nido con sus glosas (labio) y, con una frecuencia mucho menor, con sus mandíbulas, que son los equivalentes funcionales de las manos en los primates. Al menos algunas avispas sociales, por ejemplo *Polistes* (Eberhard, 1969), se asean. Pero el fenómeno es sólo ocasional en las meliponinas (Sakagami y Oniki, 1963) y evidentemente muy raro o ausente en abejorros (Free y Butler, 1959) y en la abeja primitiva social halíctina *Dialictus zephyrus* (Batra, 1966). El significado del aloaseo en los insectos sociales no está realmente comprendida. Sólo podemos suponer que constituye una acción de limpieza de alguna forma beneficiosa. El aloaseo probablemente juega algún papel en la transferencia de los olores de la colonia, así como en la de feromonas. Por ejemplo, se sabe que la sustancia regia de las abejas, el ácido 9-quetodecenoico, es inicialmente transmitida de esta forma de la reina a la obrera (Butler, 1954). Los abejorros, en significativo contraste, no asean a los compañeros de nido ni emplean sustancia regia. Las hormigas probablemente también esparcen ácido fenilacético y otras secreciones biocidas procedentes de la glándula metapleural de esta forma, protegiendo a la colonia de la aparición de bacterias y hongos, uno de los principales peligros de la vida social subterránea (Maschwitz y col., 1970). De acuerdo con Haydak (1945) y Milum (1955), las abejas obreras emplean ostentación especial de invitación que estos autores denominan la danza del aseo o vibrante. La obrera que invita hace vibrar su cuerpo con rapidez en sentidos longitudinal y transversal, mientras que intenta peinar las quetas torácicas con las patas centrales. A menudo, pero no siempre, este comportamiento induce la aproximación de otra obrera cercana y que emplee sus mandíbulas para asear la parte pilosa del peciolo y base de las alas. Éstas son las partes que una abeja es incapaz de limpiar por sí misma.

Alarma

Alarmar a un compañero del grupo significa ponerlo sobre aviso de algún peligro. Por regla general, el peligro reside en la aproximación de un depredador o de un invasor del territorio. Pero puede residir en cualquier otra cosa también: en los termes, por ejemplo, las sustancias que constituyen la pista de alarma se liberan en presencia de una brecha en la pared del nido. Aunque la mayor parte de las señales de alarma sean generales en su designación, unas pocas de ellas son específicas. De acuerdo con Eberhard (1969), las avispas *(Polistes)* responden a ciertos parásitos de su propia cría de una forma única. En particular, cuando una avispa icneumónida del género *Pachysomoides* es detectada en o cerca del nido, las avispas caen en una serie de carreras intensas y cortas, moviendo las alas, lo que se extiende con rapidez por toda la colonia. Las llamadas de alarma de los mamíferos no son específicas en su mayor parte, pero *Cercopithecus aethiops*, un mono arborícola africano, usa un léxico de al menos cuatro o cinco sonidos para identificar a sus enemigos. Una serpiente evoca una llamada especial de impaciencia y un pájaro o un mamífero depredador pequeño, un abrupto *¡uh!* o ¡niou! Tan pronto como un ave mayor depredadora es vista, los monos emiten un grito que suena algo así como ¡rraup!; cuando el ave o mamífero mayor depredador está cerca, los monos emiten sonidos y

provocan ladridos de alarma y amenaza. Las respuestas de *C. aethiops* varían de acuerdo con las distintas señales. El ruido de la serpiente y los gritos del depredador dirigen la atención de los monos hacia el peligro. El ¡rraup! que indica la presencia en alguna parte de un ave grande, hace que los monos se dispersen de las zonas abiertas y de las copas de los árboles hacia lugares de tupida vegetación. Las otras llamadas de alarma hacen que los monos miren al depredador mientras se retiran hacia un lugar seguro (Struhsaker, 1967c).

Es posible que exista una feromona de alarma en los roedores. Cuando los ratones y ratas domésticas son sometidos a tensión, ya sea mediante choques eléctricos o (en el caso de las ratas) encuentros agresivos, se produce un olor que causa evasión en animales de la misma especie (Müller-Velten, 1966; Carr y col., 1970; Eisenberg y Kleiman, 1972). Müller-Velten halló que el olor es liberado con la orina y conserva su potencia durante un período comprendido entre 7 y 24 horas.

Las respuestas a las señales de alarma difieren marcadamente entre especies y de acuerdo con las circunstancias en que se hallan los individuos. En sus estudios acerca de las hormigas formicinas, Wilson y Regnier (1971) clasificaron especies de entre aquellas que mostraban predominantemente alarmas agresivas, en las que las obreras se orientaban agresivamente hacia el centro de la perturbación, y aquellas que reaccionaban con pánico, en que las obreras se esparcían en todas direcciones al tiempo que intentaban rescatar larvas y otras formas inmaduras. Hay evidencias de que la alarma agresiva es la forma más general y que ha evolucionado como parte de un «sistema de alarma-defensa», en el cual el rociado de sustancias químicas de defensa y otras formas de ataque de los enemigos sirven de señales de alarma con una efectividad creciente también para las compañeras de nido. Ciertos otros aspectos de la comunicación de la alarma, con una especial referencia al origen evolutivo de la sociabilidad, han sido examinados en el capítulo 3.

Aflicción

Los jóvenes de diversas especies de aves y mamíferos utilizan llamadas aflictivas especiales para atraer a los adultos hacia donde ellos están. Las crías de aves nidífugas, como la gallina doméstica, el pato y el ganso, silban de una forma que no se puede distinguir del canto emitido cuando tienen frío o hambre (Lorenz, 1970). Las crías de los perros salvajes africanos emiten una llamada especial «de lamento» *(Klage)* cuando son abandonados (Kühme, 1965b). Los jóvenes lemmings de collar *(Dicrostonyx groenlandicus)* emiten ultrasonidos únicos al sentir frío o estímulos táctiles súbitos no dolorosos; estos sonidos atraen a las hembras adultas (Brooks y Banks, 1973). Cuando los primates jóvenes son amenazados, llaman a los adultos con gritos. Los cercopitecos vervet pequeños separados de sus madres usan una escala de varias señales vocales que culminan en un grito de elevada intensidad (Struhsaker, 1967c). El chirrido en las hormigas cortadoras de hojas, es un sonido producido al rascar una protuberancia del tercer segmento abdominal contra una serie de protuberancias menores del cuarto, lo que parece servir primaria o exclusivamente como una señal de aflicción. Las hormigas empiezan a chirriar cuando están atrapadas en lugares pequeños, sobre todo cuando son sujetadas por un depredador o se ven confinadas por un derrumbe. Sólo el sonido basta para que las compañeras de nido acudan en su ayuda (Markl, 1968).

Reunión y reclutamiento

No existe una división clara entre estas dos funciones. La reunión podría definirse toscamente como la llamada a asamblea de los miembros de una sociedad para cualquier actividad común en general. El reclutamiento es simplemente una forma especial de reunión mediante la cual los compañeros del grupo se dirigen hacia algún punto donde se precisa desarrollar un trabajo.

Las señales de reunión sirven sobre todo para incitar a las sociedades a adoptar configuraciones físicas más estrechas. Las manchas y rayas que presentan los peces del coral, lo que los zoólogos denominan «coloración en cartel», es un caso a propósito. Experimentos realizados por Franzisket (1960) demostraron que *Dascyllus aruanus* se ve atraído por las líneas blancas y negras características de la especie, y que la respuesta ayuda a mantener juntos a los individuos en los cardúmenes. Las espectaculares e individuales coloraciones de muchas especies de peces del coral, pudieran ser necesarias con vistas a unas rápidas y precisas reunión y coordinación de los cardúmenes, entre el gran número de otros tipos de peces que pueblan su hábitat (W. J. Hamilton, III, comunicación personal). Probablemente no sea una coincidencia el que la coloración en cartel esté muy desarrollada en la rica fauna de agua dulce de los trópicos. Keenleyside (1955) halló que la visible mancha oscura de la aleta dorsal en la carpa dorada *Pristella riddlei,* un pez que forma cardúmenes en el Amazonas, es un estímulo de agregación. *Nannacara, Geophagus* y un número reducido de otros cíclidos tropicales «llaman» a los jóvenes con unos cortos movimientos laterales de cabeza ritualizados, lo que parece constituir algo así como una natación de salida. Entre los cíclidos cebra adultos *(Cichlasoma nigrofasciatum)* una forma de esta ostentación pero de gran intensidad sirve además como señal de advertencia; los jóvenes peces que la observan no sólo se dirigen hacia la madre, sino que se apelotonan debajo de su vientre. En *Neetroplus carpintis,* el movimiento de la cabeza es muy exagerado y sólo sirve como señal de alarma. Por tanto, la función de unión evidentemente se ha perdido en el transcurso de la Evolución (Lorenz, 1971).

Armstrong (1971) sugirió que el plumaje blanco en algunas especies de garzas, golondrinas de mar, pelícanos y otras aves marinas, ayuda a la unión de los miembros en bandadas cerca de los bancos de peces. Los aullidos de los lobos reúnen a los miembros de la jauría dispersos por los amplios territorios rutinariamente patrullados por estos animales (Mech, 1970).

Los chimpancés presentan una llamada funcionalmente similar y retumbante que alerta a los distantes miembros de la tropa, al descubrirse un árbol con reservas alimenticias (Sugiyama, 1972).

Los procedimientos conocidos de reunión en los insectos sociales, son casi todos de naturaleza quimiorreceptora. Los termes se atraen entre sí a distancias de al menos varios centímetros gracias al olor del 3-hexenol-1-ol emitido por el intestino posterior, mientras que las hormigas de fuego lo hacen subiendo los gradientes de dióxido de carbono (Wilson, 1962a; Verron, 1963; Hangartner, 1969b). En la abeja se han encontrado formas algo más complejas de atracción y reunión mediada por feromonas. Cuando las obreras han descubierto una nueva fuente alimentaria o se han separado de sus compañeras durante un largo período de tiempo, elevan sus abdómenes, exponen sus glándulas de Nasanov y liberan un fuerte aroma compuesto por una mezcla de geraniol, ácido nerólico, ácido geránico y citral (von Frisch y Rösch, 1926; Butler y Calam, 1969). Estas feromonas atraen a otras obreras situadas a considerables distancias. El citral constituye sólo el 3 % del volumen total de la secreción fresca, pero es con mucho el atractivo más potente. También se ha demostrado (Velthuis y van Es, 1964; Mautz y col., 1972) que las abejas que están formando el enjambre expelen la secreción de la glándula de Nasanov cuando hallan a la reina en primer lugar, atrayendo a las otras obreras de la vecindad. Las sustancias funcionan, por consiguiente, como auténticas feromonas de reunión. Evidentemente, el descubrimiento de alimento baja el umbral de la respuesta y hace que las feromonas, de forma secundaria, se comporten como señales de reclutamiento.

En el olor de la colmena se halla una segunda sustancia que se emite casi continuamente y sirve también para la reunión. Esta feromona, que ayuda a las abejas a encontrar sus colmenas, parece que no es específica para las colonias y podría ser idéntica a la «sustancia de huella» que es depositada continuamente alrededor del nido y de los lugares de alimentación por parte de las obreras. Esta última sustancia es en ocasiones usada en forma de pista alrededor de la colmena y sirve de guía rudimentaria para las abejas que tratan de hallar su entrada (Butler y col., 1969). El suelo que rodea la entrada del nido es muy atractivo para las obreras de las hormigas agricultoras *Pogonomyrmex badius*. Los miembros de cada colonia son capaces de reconocer el material de su propio nido (Hangartner y col., 1970). Bert Hölldobler y yo hemos establecido también que el olor que emana de las obreras de *P. badius* atrae a otras obreras de la misma especie, incluso cuando están separadas del nido. Es posible, aun cuando no se haya demostrado todavía, que esta sustancia forme parte del olor del nido.

Con mucho, la forma más dramática de reunión en los insectos sociales es la ejercida por las reinas madre de las colonias. Excepto en las especies más primitivamente sociales, cualquier reina bien alimentada y fertilizada atrae a un séquito de obreras que tienden a apretarse contra ella con las cabezas por delante. Cuando las feromonas son extraídas y transferidas a objetos inanimados olfativamente inactivos, éstos sirven de centros atractivos temporalmente tan potentes como la reina natural. Se han identificado químicamente algunas de las feromonas de la abeja reina. Una de ellas es la sustancia regia, ácido *trans*-9-queto-2-decenoico. La segunda es una sustancia liposoluble de identidad desconocida producida por la glándula de Koschevnikov, una pequeña agrupación de células localizada en la cámara del aguijón y cuyo conducto principal se abre entre el solapamiento del espiráculo y las placas cuadradas. Estas dos feromonas son las responsables, al menos en parte, de la formación del séquito que rodea a la reina en todo momento. Cuando la colonia se divide por el proceso de la enjambrazón, el poder atractivo del ácido 9-quetodecenoico juega un nuevo papel. Las obreras se dirigen hacia la reina en el aire volando en contra del viento al oler la feromona. A medida que la reina vuela hacia el punto de enjambrazón y luego hacia el nuevo nido (guiada en ambos casos por abejas exploradoras), el grueso de la concentración de obreras la sigue en búsqueda del ácido 9-quetodecenoico evaporado. Una vez alcanzado el nuevo destino, esta sustancia no basta para fijar a las obreras en vuelo. Ahora, entra en juego una segunda feromona producida por la glándula mandibular de la reina, que es el ácido *trans*-9-hidroxi-2-decenoico. Las obreras pueden olerlo sólo a cortas distancias. Las que lo captan empiezan a llamar a las otras dispersando las sustancias procedentes de su propia glándula de Nasanov, y al cabo de poco tiempo, toda la colonia forma un racimo estable y tranquilo. Aún podría decirse más. Los ácidos sustituidos no son más que dos, de los 32 componentes como mínimo que están presentes en la glándula mandibular de la reina. Otras sustancias identificadas son el metil-9-quetodecanoato, el ácido nonanoico y otros ésteres y ácidos diversos (Callow y col., 1964). La posibilidad de que éstas y otras secreciones no identificadas elaboradas por otras glándulas del cuerpo de la reina (Renner y Margot Baumann, 1964) tengan alguna función de comunicación, es algo que aún permanece muy poco explorado.

El auténtico reclutamiento es una forma de comunicación aparentemente limitada a los insectos sociales. Hormigas, abejas, avispas y termes han desarrollado multitud de ingeniosos mecanismos de señalización para reunir a las obreras, con vistas a esfuerzos conjuntos de recuperación de alimento, construcción del nido, defensa del mismo y migración (véase el capítulo 3, y para obtener más detalles, Wilson, 1971a).

Jefatura

Un reducido número de especies de insectos y vertebrados usan señales que parecen explícitamente designadas para iniciar y dirigir el movimiento de los grupos. Los progenitores y la descendencia de las aves nidífugas utilizan un elaborado sistema de señales para coordinar sus viajes. La madre del ánade real *(Anas platyrhynchos)*, por ejemplo, anda en cabeza a un paso lo bastante corto para que los patitos permanezcan justamente detrás de ella, emitiendo todo el rato un sonido especial para

guiarlos. Cuando uno de los patitos se rezaga demasiado, empieza a emitir sonidos que indican aflicción. La respuesta de la madre es inmediata y automática. Se para, extiende su cuerpo, eriza el plumaje y emite un sonido más intenso. Si los extraviados no encuentran el camino en un corto período de tiempo, se dirige hacia ellos olvidando momentáneamente a los que tenía más próximos. Cuando los halla, se intercambian sonidos de saludo y de «conversación». Mientras tanto, los pequeños que se hallaban más adelantados empiezan a emitir sonidos a su vez lo que hace que la madre vuelva sobre sus pasos para atenderlos. Esta vez, los patitos rezagados avanzan unos pocos metros antes de perderse por segunda vez. Yendo de un lado para otro, saludando o guiando, la madre eventualmente reúne a los dos grupos, con lo que toda la familia puede volver a su camino (Lorenz, 1970).

Como Lorenz ha demostrado también, las aves de mayor tamaño que forman bandadas y no pueden emprender el vuelo con facilidad, han desarrollado señales especiales para inducir salidas simultáneas por parte de los miembros de las mismas. Los ánades reales «parlotean» de un lado para otro con creciente intensidad mientras mueven sus picos, en lo que parece ser un ritualizado movimiento parar intentar volar. Los gansos ejecutan una ceremonia similar, pero los movimientos de la cabeza, que consisten en breves sacudidas laterales, no pueden asociarse tan fácilmente con la locomoción. Otros tipos de aves usan señales auditivas, así como visuales. Las cacatúas emiten fuertes chillidos. Las palomas domésticas y su antepasado silvestre, la paloma bravía *(Columba livia)*, golpean estrepitosamente sus alas con una duración que indica, aproximadamente, el tiempo que el ave proyecta volar. Para vuelos cortos, no se proporciona ninguna señal en absoluto. El vuelo largo, se señaliza mediante un prolongado acceso de golpeteos antes de iniciar el vuelo. El lector notará la notable similitud que existe entre esta señal graduada y el vuelo en línea recta de la danza contoneada en la abeja, que aumenta su duración según la distancia que haya entre la colmena y el objetivo. Una vez en vuelo, las aves pueden presentar «señales en cartel» en sus alas o colas, para inducir a los rezagados a seguirlos, todavía en el suelo. Oskar y Magdalena Heinroth (1928) demostraron que las formas de coloración de las alas difieren de una especie a otra hasta el punto de capacitar a los observadores humanos a identificarlos a simple vista. El principio es exactamente el mismo que el utilizado en el diseño de las banderas marítimas de señales.

Una señal comparable es la contenida en el «paso oscilante» de los machos dominantes de papión sagrado. Estos animales controlan los movimientos de su grupo hasta un punto insólito para los primates. Cuando desean partir, empiezan a dar grandes y rápidas zancadas, al tiempo que levantan sus colas y ladean sus nalgas rítmicamente de un lado a otro. Estos movimientos parece que inducen a los subordinados a seguirlo (Kummer, 1968).

Las abejas han desarrollado dos espectaculares formas de señalización de la jefatura que superan a todo lo conocido en los vertebrados no humanos. La primera es, por supuesto, la danza contoneada. La segunda es la considerablemente menos famosa carrera zumbante, denominada también danza interrumpida o *Schwirrlauf*, que utilizan las colonias de obreras para iniciar la enjambrazón. Poco antes de que se produzca ésta, la mayor parte de las abejas permanecen ociosas dentro de la colmena o el exterior y frente a la entrada. A medida que se aproxima el mediodía y aumenta la temperatura del aire, una o varias abejas empiezan a forzar el camino a través de la multitud con gran excitación, corriendo en zigzag, embistiendo a las otras y haciendo vibrar sus abdómenes y alas de una forma similar a la observada en el transcurso de la carrera en línea recta de la danza contoneada. El sonido producido es muy distinto del de la carrera en línea recta, aun cuando pueda ser una parte importante de la señal que desencadena la enjambrazón (Esch, 1967a). El *Schwirrlauf* se contagia con rapidez y al cabo de uno o dos minutos, se ven implicadas una docena de obreras o más. Lindauer (1955) lo describe de la forma siguiente: «Como una avalancha, el número de obreras zumbando crece, muchas de las cuales se precipitan hacia la entrada de la colmena, moviéndose de forma similar a aquellas indolentes que se habían reunido en un racimo antes de emprender el vuelo, mientras que otras vuelan por las cercanías del nido pero vuelven otra vez para continuar sus carreras con zumbidos. En alrededor de 10 minutos ha llegado el momento de la partida... Entonces, las obreras que están más próximas a la entrada de la colmena entran y salen en grandes cantidades. La reina también es obligada a moverse, y si no sigue al enjambre hacia el exterior de inmediato, es molestada sin interrupción por las abejas que zumban y corren hasta que ésta encuentra la entrada de la colmena y se sumerge en el enjambre» (traducción de L. E. Chadwick en von Frisch, 1967). El fenómeno es notable en el sentido de que es el único ejemplo claro conocido por mí de reacción autocatalítica en un sistema de comunicación animal. La señal, por sí misma, produce la misma señal en otros, causando una reacción en cadena y una «explosión» de comportamiento. Por supuesto que éste es justamente el efecto necesario para asegurar una acción simultánea por parte de los diez mil individuos o más que salen de la colmena. La carrera zumbante también se practica cuando la reina es accidentalmente desplazada del resto del enjambre. En tal circunstancia sirve para que las obreras se mantengan en el aire y la busquen activamente (Mautz y col., 1972). Otros casos posibles de comunicación autocatalítica se encuentran en los comportamientos predecesores del vuelo en aves que forman bandadas. El meneo de cabeza de los gansos canadienses, por ejemplo, prevalece entre los miembros de la familia hasta que al final el macho toma cartas en el asunto y comienza el vuelo.

Incitación a la caza

La ceremonia de salutación, una ostentación ampliamente distribuida en la familia Canidae, ha sido extendida en cuanto a función por los perros salvajes africanos con el fin de incluir

la iniciación de una masa de caza. Así es como Hugo van Lawick-Goodall (en H. y J. Lawick-Goodall, 1971) registró el comienzo de una cacería en el cráter del Ngorongoro:

Cuando el sol se estaba poniendo, el viejo Genghis se levantó y bostezó mientras se desperezaba. Trotó hasta donde Havoc, Swift y Baskerville yacían juntos. Cuando se hubo aproximado lo suficiente, éstos se levantaron y los cuatro empezaron a frotarse los hocicos y a lamerse los labios, con los rabos enhiestos y de un lado para otro, al tiempo que los sonidos que proferían se convertían en frenéticos. En un instante, todos los perros adultos se habían reunido y pronto la jauría se arremolinaba inmersa en la ceremonia de salutación. En medio de la confusión de patas, colas y cuerpos flexibles y arrimados, eché una ojeada a Havoc y Swift, que estaban con sus bocas ampliamente abiertas y en contacto, y con las lenguas enroscadas dentro de ellas; al viejo Yellow Peril, que orinaba mientras se sostenía sobre las puntas de las patas con gran excitación; a Juno con sus patas delanteras planas sobre el suelo y su grupa alzada, al tiempo que giraba sobre sí misma para lamer los labios de Genghis. Entonces, tan repentinamente como había empezado, cesó todo el barullo de salvaje actividad y la jauría empezó a alejarse al trote desde la guarida hacia su cacería nocturna.

Van Lawick-Goodall presintió intuitivamente que la ceremonia expresa la unidad de la jauría con vistas a la caza. Si pudieran traducirse de alguna forma al lenguaje humano, las señales vendrían a decir algo así como «sumerjo mi identidad». «Colaboraré en la caza y compartiré la comida, ¡vamos ya!».

Los grandes jefes de la cacería en grupo en los insectos sociales, lo que equivaldría a los perros salvajes africanos en los invertebrados, son las hormigas legionarias Dorylus, *Eciton, Labidus, Neivamyrmex* y otros géneros, así como de otros miembros pertenecientes a las familias Dorylinae y Ponerinae, organizan sus cacerías mediante estimulación táctil mutua y una constante y cooperativa forma de abandono de pistas exploradoras. T. C. Schneirla (1940) describía el proceso en *Eciton burchelli* de la siguiente forma:

Al llegar al nuevo territorio la obrera va más despacio y serpentea perceptiblemente en su camino, con un espasmódico movimiento de la parte anterior de su cuerpo. Dentro del limitado avance efectuado antes de la retirada, el cuerpo de la obrera se mantiene más próximo al suelo que antes, en una postura característica de patas abiertas y extendidas, moviéndolas tiesamente. Conjuntamente con el movimiento de la parte anterior del cuerpo, se produce una rápida vibración semirrotatoria de los funículos antenales parecida a la de las avispas. Las antenas extendidas se curvan hacia abajo y en su rápido golpeteo dan contra el suelo a intervalos frecuentes. Después de haber avanzado de forma vacilante unos pocos centímetros, la obrera se inclina hacia adelante en una brusca pausa que puede repetirse con gran rapidez o seguirse de otro corto avance, dando una veloz vuelta y volviendo al enjambre.

En el transcurso del breve avance en el nuevo territorio a la cabeza del enjambre, la obrera colonizadora deja una pequeña cantidad de feromona por la punta de su abdomen, que dirige a las otras obreras por la misma dirección. Mientras que la mayor parte del enjambre se dirige hacia adelante de forma caótica, tomando las presas y pasando las víctimas hacia atrás a través de las columnas alimentarias hasta el vivaque central, donde se mantienen la reina y las formas inmaduras:

Es importante no subestimar la gran variabilidad del comportamiento individual en el enjambre al describir las tendencias constantes. Cuando las obreras de *Eciton* atraviesan al enjambre, se producen todos los grados de contacto, desde el frotamiento momentáneo de antenas o patas, hasta colisiones violentas. Las hormigas que chocan frontalmente vuelven hacia atrás de forma más o menos brusca y ambas pueden desviarse o (si corren lentamente) deslizarse por delante de las otras; las que corren unas contra las otras de forma lateral cambian normalmente sus trayectorias de una forma que está de acuerdo de algún modo con la fuerza del contacto; o cuando una obrera es acometida por la retaguardia, acelera su paso debido al choque en caso de no ser realmente desbordada.

Incluso fuera de todo este desorden, se produce el enjambre característico de *Eciton burchelli:* una masa netamente elíptica de obreras, con un frente de 10-15 m y una profundidad de 1-2 m, conectada por dos o más delgadas columnas de alimentación por parte de obreras que van hacia la zona original del vivaque y con un borde que crece a razón de 30 cm por minuto. ¿Cómo es esto posible? Schneirla notó que existen dos fuerzas que trabajan de forma antagónica y continua sobre las hormigas individuales de los enjambres. La primera de ellas es la presión o tendencia de las hormigas a alejarse de los puntos donde la acumulación de individuos es excesivamente elevada. A medida que las recién llegadas presionan, la mayor parte de las veces en la dirección del vivaque, estimulan a las obreras presentes a volverse y a alejarse de ellas. Esta actividad, a su vez, induce a las obreras que aún están más lejos a moverse hacia el exterior, lo que genera una onda centrífuga de excitación y movimiento. La segunda fuerza es el drenaje: a medida que las obreras van dejando plazas libres, otras obreras de las áreas adyacentes y muy pobladas tienden a llenarlas de nuevo. El drenaje es pues, simplemente, el efecto opuesto de la presión, y también ejerce su influencia mediante propagación ondulatoria a través del enjambre. A medida que la presión crece desde la cola por la constante afluencia de obreras recién llegadas, las hormigas que constituyen el enjambre intentan moverse hacia adelante y los lados. Sin embargo, el lento progreso de las hormigas conductoras en los límites del enjambre impide el movimiento de otras que están a la cabeza de las columnas, lo que les provoca el desplegarse en guerrilla dentro de la formación terminal del enjambre. Por alguna razón desconocida, la impedancia es mayor en el frente que en los lados, por lo que el enjambre adopta una forma elíptica.

Sincronización de la eclosión (Comunicación embrionaria)

Los jóvenes de aves nidífugas pertenecientes a la misma puesta, presentan un fuerte incentivo a salir del cascarón con la máxima simultaneidad posible. La madre y el primer polluelo deberán ser capaces de moverse en cuestión de horas; los pe-

queños dejados atrás en el huevo perecerán. La eclosión sincronizada de puestas enteras, que conlleve como mucho una o dos horas, es un rasgo general en las aves nidífugas, incluyendo sobre todo a faisanes, perdices pardillas, lagópodos de Escocia, ánades y ñandús. Cuando los huevos de estas especies son incubados separadamente, los tiempos de eclosión se extienden según un período de días; pero cuando se mantienen juntos, la eclosión está sincronizada. Margaret Vince (1969) ha obtenido una convincente evidencia de que la sincronización se consigue merced a señales sonoras intercambiadas por los pequeños cuando aún se hallan en los huevos. Las vocalizaciones se hacen más intensas y persistentes justamente antes de la eclosión. El sonido más característico es un intenso y regular chasquido, audible cuando el huevo se mantiene cerca de la oreja. No está producido por el golpeteo contra la cáscara, como los biólogos habían creído, sino que se trata de una auténtica vocalización asociada con movimientos respiratorios.

Iniciación del transporte físico

Las hormigas obreras rutinariamente recogen a las compañeras de nido y las transportan de un lugar a otro. El comportamiento se da más intensamente en las colonias migrantes que van de un punto de anidamiento a otro. Al descubrir un lugar mejor donde ubicar el nido, las obreras exploradoras de muchas especies dejan pistas olorosas que van hasta el antiguo. El rastro de la feromona por sí solo basta para hacer que algunas obreras se muevan hacia el exterior e investiguen el lugar, y en la hormiga de fuego *Solenopsis invicta* constituye la base casi exclusiva de la emigración de la colonia. En muchas otras hormigas, más primitivas desde este punto de vista, el método más importante de iniciar la migración es el transporte de adultos. Las exploradoras simplemente recogen a otros miembros de la colonia y los transportan hacia el nuevo lugar. Cuando la colonia ocupa múltiples lugares de anidamiento, el transporte de adultos a veces se produce continuamente de uno a otro lugar. Okland (1934), al estudiar la hormiga europea *Formica rufa*, fue el primero en darse cuenta que el fenómeno puede constituir un importante medio de integración de la colonia. En la especie relacionada *F. polyctena*, el transporte de adultos entre múltiples lugares de anidamiento es estacional, alcanzando su máxima intensidad en primavera y otoño. En una colonia de aproximadamente un millón de obreras estudiada por Kneitz (1964) en Alemania, se produjeron entre 200 000 y 300 000 transportes en el transcurso de un año. La mayor parte de las obreras que lo efectuaban eran viejas buscadoras de alimento, mientras la mayoría de obreras transportadas eran individuos jóvenes, del tipo que principalmente se ocupa de la crianza y del almacenaje de alimentos dentro de su intestino anterior.

El valor de la simple emigración de un lugar de anidamiento malo a otro bueno está muy claro, y puede decirse que la función es básica y primitiva en las hormigas. En las hormigas superiores, el transporte de adultos ha evolucionado hasta llegar a una forma de comunicación estereotipada y elaborada. Entre las Formicinae, la transportadora se aproxima a la transportada cara a cara, le pone en contacto sus antenas sobre la cabeza con rapidez e intenta asirla con las mandíbulas mientras hace vibrar su cuerpo velozmente hacia atrás. Si la transportada es receptiva, curva sus antenas y patas contra el cuerpo en posición pupal, dejándose elevar del suelo. A medida que es empujada, ondula su abdomen hacia adelante. La transportadora entonces la lleva hacia su destino. En contraste, la obrera transportadora de la mayor parte de especies pertenecientes a las Myrmicinae, agarra a la paciente justo por debajo de las mandíbulas o por el cuello y ésta curva su cuerpo por encima de la cabeza de la primera con el abdomen apuntando hacia adelante o atrás. Otros grupos taxonómicos verifican variaciones características en cuanto a comunicación de transporte (Wilson, 1971a).

El comportamiento básico del transporte se ha adaptado a nuevos fines en unas pocas especies de hormigas. En *Manica rubida* y *Leptothorax acervorum* se usa para retirar del territorio de la colonia a las obreras extrañas (Le Masne, 1965; Dobrzanski, 1966). Lo que es más interesante es que las extrañas responden con el mismo comportamiento sumiso que las compañeras de nido. Las hormigas esclavizadoras del grupo de *Formica sanguinea* acarrean de forma rutinaria a las compañeras de nido de un lado para otro entre el nido propio y el de otras hormigas que estén invadiendo. Esta tendencia llega a un límite en la especie filogenéticamente relacionada *Rossomyrmex proformicarum*. Las obreras viajan hasta su objetivo, que es el nido de *Proformica* por parejas en las que una de ellas transporta a la otra de la forma típica en formicinas (Arnoldi, 1932).

Entre los termes, el transporte de compañeras de nido o de huevos es un suceso raro. Se da en al menos unas pocas especies de termes superiores, por ejemplo, miembros de los géneros *Anoplotermes* y *Trinervitermes*, en las ocasiones poco frecuentes en que las colonias o fragmentos de ellas emigran desde un lugar de anidamiento hasta otro. Las jóvenes larvas son transportadas en las mandíbulas de obreras adultas, pero las larvas más viejas son obligadas a andar. El transporte de adultos y de progenie es desconocido en las abejas sociales y en las avispas, evidentemente a causa de la dificultad que entraña el acarrear cuerpos tan pesados en vuelo. Cuando una colonia de abejas melíferas, abejas sin aguijón o avispas polistinas emigra, en el transcurso del alejamiento o de la multiplicación de la misma, la descendencia es dejada atrás, y el nuevo lugar de anidamiento se puebla por completo con reinas adultas y obreras que viajan por sus propios medios.

No hay nada que sea comparable del todo en los vertebrados a los elaborados comportamientos de transporte en las hormigas. Sin embargo, el transporte de los jóvenes por parte de los mamíferos es, en ocasiones, algo estereotipado. Las madres de las familias de los perros y gatos (Canidae, Felidae) llevan a sus crías de la suave y abundante piel de la nuca.

Al ser tomadas, las crías cuelgan con flexibilidad, una postura que ayuda a la madre en sus esfuerzos. Las musarañas agarran a los jóvenes casi al azar. La mayor parte de roedores muestran predilección por la parte dorsal de los jóvenes aun cuando las ratas almizcleñas, ardillas y los múrinos *Apodemus* favorecen la posición ventral, al tiempo que las ardillas jóvenes se curvan hasta llegar a la cabeza de la madre (Ewer, 1968). Las hembras de los pequeños roedores a veces transportan a las crías cuando todavía están prendidas de sus pezones. Los incisivos de las jóvenes ratas madereras *(Neotoma fuscipes)* están especialmente modificados para ser utilizados como instrumentos de agarre, pudiendo decirse por tanto que han evolucionado como parte del mecanismo regular de transporte en esta especie (Gander, 1929).

Invitación al juego

Las señales especializadas usadas por los mamíferos para iniciar el juego con los compañeros de grupo han sido revisadas en el capítulo 8.

Iniciación del trabajo

Los insectos sociales hacen un uso rutinario de la comunicación sematectónica, es decir, de la evidencia del trabajo ya casi realizado para iniciar y guiar las formas específicas de construcciones del nido (véase el capítulo 11-13).

Amenaza, sumisión y apaciguamiento

El complejo y a menudo graduado sistema de señales que interviene en el comportamiento agonístico ya ha sido presentado en el capítulo 8. Será considerado con más detalles en los relatos posteriores referentes a agresión, territorialidad y dominación (capítulos 11-13).

Ceremonia de relevo en el nido

En las especies de aves en que ambos progenitores cuidan de los jóvenes indefensos, uno de ellos permanece de costumbre en el nido mientras el otro busca alimento. Cuando este último vuelve, releva al otro en los deberes del nido. El cambio de guardia es una operación delicada en que el reconocimiento de la pareja se establece, en primer lugar, mediante sonidos personalizados y otras señales, llegándose a un mutuo consenso al cambio gracias a ceremonias que son especiales para la ocasión (Armstrong, 1947; Lorenz, 1971). En algunas especies, la ceremonia está obviamente relacionada, de forma filogenética, con el comportamiento de apaciguamiento empleado en los encuentros agonísticos, incluyendo los intensos estira y afloja en la formación original de los lazos de la pareja. El macho de la garza real *(Ardea cinerea)* releva a su pareja con una serie de comunicaciones recíprocas típicamente conspicuas. En primer lugar, se posa sobre los bordes del nido con un vigoroso batir de alas, a lo que la hembra responde alargando su cuello y emitiendo chillidos varias veces. La pareja, permanece espalda contra espalda gritando intensamente. Por fin, el macho baja la cabeza con la cresta levantada, chasquea el pico varias veces y se aposenta en el nido, después de lo cual se marcha la hembra. Hay ocasiones en que se producen las siguientes variaciones: el macho estira la cabeza y el cuello hacia arriba, alza la cresta y agita las alas, mientras que la hembra ejecuta una versión silenciosa de la misma ostentación. El macho del chotacabras gris *(Caprimulgus europaeus)* vuela hasta el nido emitiendo un sonido característico, respondiendo la hembra con la misma nota. El se sitúa entonces cerca de ella y, mientras se mueven suavemente de un lado para otro, propicia el abandono del nido por parte de ella y toma su lugar. La hembra entonces echa a volar. Las parejas de algunas especies de aves ocasionalmente se tornan agresivas entre sí cuando la función de apaciguamiento en la ceremonia de relevo en el nido falla. De hecho, los pingüinos de las Indias orientales *(Pygoscelis papua)* amenazan de forma rutinaria a los cónyuges que se aproximan y llegan a picotearlos si lo hacen con excesiva rapidez. Las peleas se evitan mediante unas elaboradas inclinaciones y silbidos.

Comportamiento sexual

Todo el curso de la actividad sexual es una secuencia perfectamente orquestada de comportamientos que difieren de forma radical en cuanto a forma y función, mientras que los restantes están canalizados hacia el simple acto de la fertilización. Como mínimo, pueden distinguirse cinco clases de tales actos: advertencia sexual, cortejo, establecimiento de lazos sexuales, comportamiento de cópula y ostentaciones postcopuladoras. Además, se conocen algunas señales con la función explícita de inhibir la reproducción. Estas categorías se tratarán más tarde, en un capítulo especial dedicado al comportamiento sexual (capítulo 15).

Inhibición de casta

Las reinas de las clases más avanzadas de insectos sociales segregan feromonas que inhiben el desarrollo de los estados inmaduros hacia nuevas reinas. La consecuencia es la producción de elevadas proporciones de obreras no fértiles que protegen y alimentan a la madre reina. Los machos consortes de los termes también producen una sustancia que inhibe a las ninfas masculinas el desarrollarse según su propia casta. En las abejas melíferas, la sustancia femenina se ha identificado, resultando ser el omnipresente ácido *trans*-9-queto-2-decenoico, segregado por las glándulas mandibulares hipertrofiadas de la reina de la colmena. El olor de la feromona evita que las obreras construyan las celdas reales en que puedan criarse las nuevas reinas a partir de estadios larvarios tempranos. Cada primavera, la producción de ácido quetodecenoico por parte de la reina de la colmena se reduce, lo que permite la producción

de algunas reinas nuevas y la subsecuente multiplicación de la colonia por fisión. Las sustancias regias de las hormigas, que aún no han sido identificadas químicamente, parecen influenciar el tratamiento que las obreras dan a las larvas de una forma que retrasa el desarrollo de los individuos que muestran una tendencia más marcada de llegar a convertirse en reinas. En contraste, las feromonas reales de los termes actúan directamente sobre la fisiología del desarrollo de las ninfas en crecimiento. La historia completa de las feromonas inhibidoras en los insectos sociales, no puede separarse de otros muchos procesos morfológicos y fisiológicos en la determinación de castas. El lector puede remitirse a la reciente revisión de este complejo tema por Wilson (1971a).

CLASIFICACIÓN SUPERIOR DE LA FUNCIÓN DE LA SEÑAL

El quid de la zoosemiótica es la percepción de las estructuras más íntimas de los sistemas de comunicación animal. Los zoólogos se verían gratificados si pudieran confeccionar una lista de las amplias categorías de mensajes cuya identidad revele, de alguna forma, el ánimo del animal y lo que está realmente intentando comunicar. Existirían esperanzas de que, si mediante una combinación de análisis lógicos y reorganización de los datos, probáramos la no proliferación indefinida de las categorías de mensajes y la expresión de sólo unas pocas cosas en los animales.

Este logro, creo que nunca podrá alcanzarse, y lo que es peor, cuanto más intensamente intenten conseguirlo los zoólogos, más discordantes serán sus resultados y mayor será la cantidad total de confusión en la literatura. La dificultad primaria es la ya indicada al principio de este capítulo, que las clasificaciones superiores de actos comunicativos (o más profundos, en un sentido psicológico) constituyen un ejercicio taxonómico directo, limitado por una arbitrariedad inamovible en la definición de las categorías que sirven de unidad y en los procedimientos de agrupamiento. La dificultad crece debido al hecho de que el comportamiento social es eliminado en gran medida del genotipo y es desusadamente lábil desde el punto de vista genético. A medida que los investigadores amplían la clasificación por encima del nivel de familia (por encima de, por ejemplo, Felidae, Canidae y Hyaenidae) hasta el de orden o más arriba, hasta abarcar todas las unidades, las similitudes en cuanto a comportamiento presentan una convergencia más crecientemente probable. Así pues, el recoger los comportamientos de distintas especies en una sola categoría es, cada día más, una cuestión de analogía distintiva antes que de homología, lo que constituye un proceso en gran medida subjetivo. La zoosemiótica es muy similar, en este sentido, a la fitosociología, a la clasificación de las comunidades vegetales y a la biogeografía descriptiva, que intentan clasificar al mundo en regiones, biotipos y unidades menores. En todas estas disciplinas, las pirámides de unidades en competencia y las categorías superiores han sido construidas concienzudamente, sólo para colapsarse en aturdidoras ruinas de definiciones contradictorias y en una terminología arcaica.

No obstante, si bien la construcción de las categorías es desesperanzadora, es cierto también que es aprovechable. Las clasificaciones desenlazadas, cuando no se toman demasiado en serio, pueden proporcionar nuevos puntos de vista acerca de fenómenos antiguos y pueden sugerir nuevos caminos a la investigación futura. Este es el espíritu con que deberíamos revisar los previos y conflictivos sistemas desarrollados por los anteriores autores. Sebeok (1962), por ejemplo, sugirió que toda la comunicación sirve para seis funciones básicas. Dos de ellas se dan en muchos animales; la emotiva, o inducción de respuestas emocionales, y la fática, o establecimiento y mantenimiento del contacto. Las funciones tercera y cuarta, usadas al menos por algunas especies animales, son la cognoscitiva, que imparte una información objetiva no relacionada con las emociones, y la conativa, que simplemente comanda y dirige la actividad. Sebeok consideró que la quinta función, la metacomunicación, era exclusivamente humana; nosotros creemos ahora que se da en muchas otras especies de mamíferos. La sexta función, la poética, también se consideró estrictamente humana. Se trata de la evocación de imagenes emocionales personales y complejas, de naturaleza alusiva, que disparan memorias e impulsos basados en asociaciones pasadas, que pueden liberarse sólo con gran dificultad cuando los mensajes se conservan con una naturaleza exclusivamente cognoscitiva. Marler (1961), siguiendo el sistema de Morris (1946) para la lingüística humana, reconoció cuatro funciones de señales de naturaleza ortogonal con respecto a las definidas por Sebeok. Cualquier señal puede contener componentes que sirven como *identificadores,* los cuales especifican cierto lugar y tiempo; como *designadores,* que identifican la naturaleza del objeto hacia el que se dirige la atención del emisor de la respuesta; como *prescriptores,* que designan la acción apropiada que debe seguir el que emite la respuesta; y como *evaluadores,* que permiten a éste último reaccionar más hacia un objeto (o señalizador) que hacia otro. Consideremos un ave macho cantando en su territorio. Para la hembra que pasa por las proximidades, el canto de advertencia de éste identifica su posición y la de al menos, una parte de su territorio; designa que él pertenece a la especie correcta y que es un compañero sexual apropiado; prescribe que la hembra debería aproximarse y adoptar ciertas posturas, después de lo cual pueden activarse los estadios de cortejo próximos; y, finalmente, el canto contiene medidas de volumen, precisión y persistencia que pueden permitir a la hembra evaluar qué macho es el mejor de entre otros.

W. J. Smith (1969a) reconoció, independientemente de Moynihan, que el número de ostentaciones usadas por cada especie de vertebrado en particular, caen dentro de una reducida distribución que va desde quizás 10, hasta 40 ó 50 en las especies más especiales. Smith agrupó estas ostentaciones en 12 entidades o «mensajes», los cuales percibió que cubrían todos los tipos de vertebrados estudiados cuidadosamente hasta

la fecha, desde aves canoras hasta perros de la pradera. Los rasgos de los diagnósticos en cuanto a mensajes son intuitivos, «a posteriori» y tomando un atajo por los sistemas propuestos con anterioridad por Sebeok y Morris. Este tipo de discordancia, debe aclararse que es el resultado común de revisiones independientes en taxonomía pura. Los mensajes de Smith pueden caracterizarse brevemente como sigue:

1. *Identificación:* es lo mismo que las funciones identificadoras de Morris.
2. *Probabilidad:* es la verosimilitud de que el señalizador siga de acuerdo con el acto al que se refiere la señal; así pues, en las señales graduadas, una intensidad superior significa, de costumbre, una probabilidad de acción superior.
3. *Conjunto general:* componentes o mensajes separados que no tienen significado independiente, pero indican la probabilidad elevada de que el animal ejecute alguna acción de naturaleza no especificada.
4. *Locomoción:* son los mensajes asociados con el inicio o el final de la locomoción, o aquellos emitidos tan solo cuando el animal se halla en movimiento.
5. *Ataque:* cualquier ostentación o acto hostil.
6. *Escape:* son los mensajes emitidos cuando el animal se está retirando de una interacción agresiva o de cualquier otro estímulo adverso.
7. *Conjunto no agonístico:* cualquier señal que indique la falta de hostilidad en el animal.
8. *Asociación:* son mensajes especiales proporcionados por un animal que intenta aproximarse y permanecer cerca de otro, sin trazas de comportamiento hostil o sexual.
9. *Subconjunto limitado por los lazos:* son mensajes conectados con el mantenimiento de lazos más estrechos y persistentes, como entre una pareja o entre los padres y la descendencia.
10. *Juego social:* se trata específicamente, de una iniciación al juego.
11. *Cópula:* son mensajes usados sólo poco antes o durante los intentos de cópula.
12. *Frustración:* es un comportamiento que sólo se da cuando el animal fracasa en la ejecución de otros tipos de actos, como cópula o agresión, para los cuales estaba preparado gracias a cambios fisiológicos o señalizaciones previas.

Smith (comunicación personal) ha modificado esta lista en cierta medida, pero sigue reconociendo sólo alrededor de diez categorías de comportamiento. Su programa, utilizando la distinción de Cherry, se aplica originariamente al lenguaje humano, entre el estudio del «mensaje» de los signos (semántica) y el estudio del significado que los signos tienen para los comunicantes (pragmática). La tercera división principal de Cherry es la sintaxis o estudio de las señales como fenómeno físico, una disciplina con aciertos claros. Para el zoólogo, una aproximación puramente semántica para determinar qué información está codificada alrededor del comportamiento sería, conectar simplemente señales con lo que en verdad se está ejecutando cuando la señal se da, por ejemplo cópula, locomoción, excreción, o con aquel comportamiento para el que el animal está predispuesto. Una aproximación más pragmática es considerar la función última del mensaje, en otras palabras, su significado adaptativo a largo plazo para ambos comunicantes. La clasificación de Smith de 1969 tiende claramente a ser semántica y por tanto, más «objetiva». Mientras que la objetividad es un acierto deseable, cualquier intento de separar significado y función en la comunicación animal parece crear más ambigüedad de la que elimina. Además, el agrupamiento de muchos fenómenos que no son homólogos en clases, implica un alejamiento de la auténtica objetividad y constituye, básicamente, un árido problema, difícil de asir y utilizar en la práctica ordinaria. Auténtico en su naturaleza de ejercicio taxonómico, se parece mucho a efectuar una lista de géneros o familias con diagnósticos característicos anexionados, pero en ausencia de un catálogo de especies constituyentes. Todos los buenos taxonomistas saben que semejante lista sólo puede ser usada con confianza por los expertos que ya conocen a la especie y que están preparados para consultar sus propios conocimientos, para evaluar la opinión del que verifica la revisión de la mejor forma para agrupar a las especies. Deberíamos continuar haciendo y revisando tales listas, pero sin tomar a ninguna de ellas demasiado en serio.

SISTEMAS COMPLEJOS

Es un error común, en el que incurren incluso los zoólogos, la creencia de que la mayor parte de la comunicación animal se compone de señales simples que se reciprocan en forma de estímulos y respuestas. Una simplicidad tan digital se da realmente entre microorganismos y metazoos inferiores. Pero cuando los animales presentan cerebros que contienen, digamos del orden de diez mil neuronas o más, sus comportamientos sociales tienden a ser mucho más tortuosos y sutiles. Esta generalización puede aclararse más con ejemplos. Empezaremos con dos sistemas de comunicación bien analizados y «ordinarios», como son la agresión en hámsters y el cortejo en palomas, para demostrar hasta qué punto pueden ser complicados estos intercambios de comportamiento. Según esto, nos moveremos hacia muchos de los sistemas animales más avanzados descubiertos hasta la fecha, para obtener una visión del límite máximo alcanzado por los sistemas de comunicación animal globalmente.

La agresión en el hámster

Los hámsters hembras *(Mesocricetus auratus)* son intensamente agresivas cuando no están en condiciones de ser fertilizadas, siendo capaces de dominar incluso a los machos. Cuando dos hembras extrañas se ponen juntas, luchan hasta que una de ellas domina claramente a la otra. La contienda no se produce precisamente por medio de acciones rudas y desordenadas. Por el contrario, se dan una serie de maniobras tan precisas y orde-

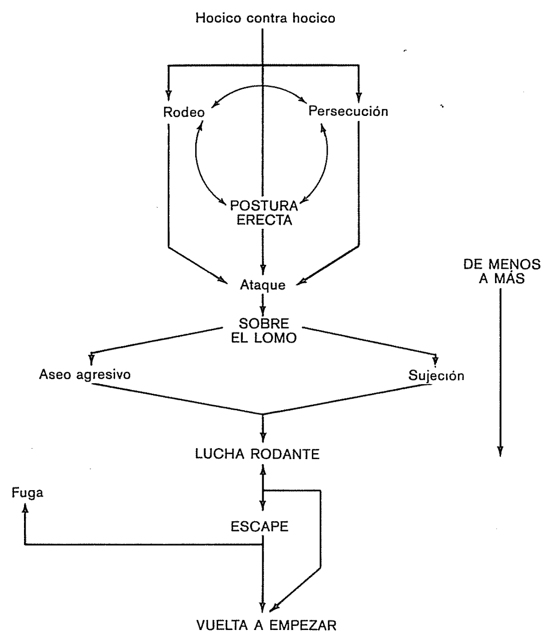


Figura 9-4

Comunicación estereotipada agresiva en hámsters. A un encuentro entre dos hembras extrañas le sigue una serie predecible de maniobras y técnicas de lucha. En casos extremos, la secuencia conduce a una fuga de la perdedora. El ejemplo muestra la naturaleza organizada de lo que podría parecer, a primera vista, una interacción social muy simple. (De Floody y Pfaff, 1974.)

nadas como en un combate de Greco-Romana. Luego de aproximarse los hocicos, los roedores ejecutan uno u otro de los tres movimientos siguientes: rodearse, perseguirse o permanecer de pie una frente a la otra (véase la figura 9-4). Estas maniobras pueden alternarse por un período indefinido, pudiendo servir cualquiera de ellas como preludio de un ataque inmediato. La lucha se produce a partir de formas intermedias de intercambio, incluyendo el aseo agresivo y la sujeción, hasta una lucha rodante y escalonada. De todas formas, el hámster puede terminar la pelea mediante la maniobra de fuga, en la que el animal se desentiende mediante una explosiva extensión de sus extremidades traseras. Eventualmente, el perdedor desaparece de escena o incluso acepta un status de total subordinación en presencia del ganador.

Reproducción en la tórtola doméstica

El comportamiento reproductivo en las tórtolas domésticas *(Streptopelia risoria)* parece estar mediado, según observaciones casuales, por unas pocas señales relativamente simples intercambiadas por la pareja, durante un período de varias semanas. De hecho, según han demostrado las cuidadosas investigaciones de D. S. Lehrman y sus asociados, se trata de un drama fisiológico que se desarrolla a través de una precisa orquestación entre comunicación, estímulos externos y acción hormonal (Lehrman, 1964, 1965). El ciclo completo abarca de seis a ocho semanas (figura 9-5). Tan pronto como un macho

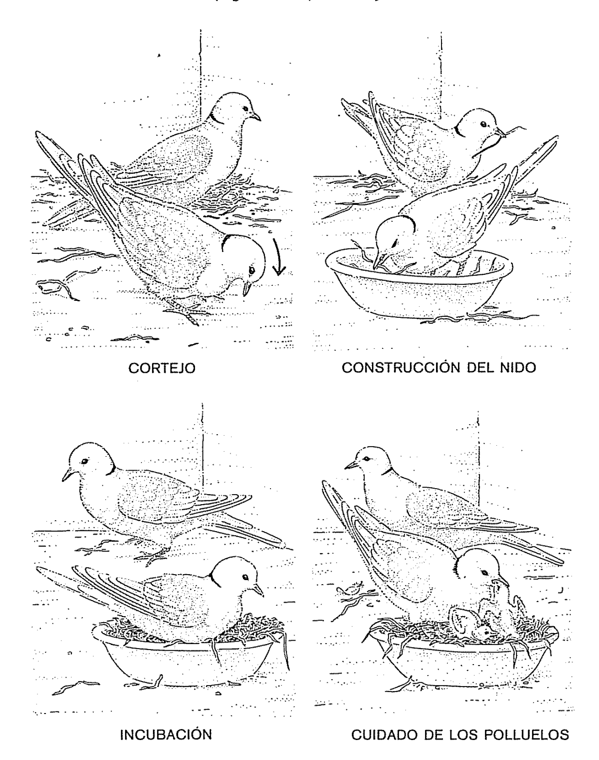


Figura 9-5

Comunicación reproductora programada en la tórtola común. El ciclo reproductor dura de seis a siete semanas y es mediado por estímulos interactuantes de la pareja, de los materiales de construcción del nido y de varias hormonas segregadas en secuencia. (De Wilson y col., 1973; basado en D. S. Lehrman.)

y una hembra son colocados en una jaula que contenga materiales para construir el nido, éste último empieza a cortejar inclinándose y arrullando. Al cabo de unas pocas horas, el ave selecciona un lugar cóncavo para construir el nido (una escudilla funciona bien en condiciones de laboratorio) y se agacha en el interior, emitiendo un característico sonido de arrullo. Poco después, las dos aves transportan materiales hasta el lugar y construyen los esbozos del nido con ellos. Al cabo de varios días de construcción, la hembra llega a estar muy ligada a él, depositando poco después dos huevos. Posteriormente, ambas aves se turnan en la incubación. Los experimentos de Lehrman y su equipo indican que la visión y el sonido de la pareja bastan para estimular a la glándula pituitaria a segregar gonadotropinas. Estas sustancias inducen un incremento de estrógenos, lo que acelera la construcción del nido, y de progesterona, que inicia el comportamiento de incubación. Otra hormona pituitaria, la prolactina, ocasiona el crecimiento del epitelio del buche. El epitelio que se desprende funciona como una especie de «leche» que es regurgitada para los polluelos. La prolactina también mantiene el comportamiento incubatorio. Cuando los polluelos alcanzan las dos o tres semanas de vida, los padres empiezan a descuidarlos, y pronto éstos inician un nuevo ciclo endocrino de comportamiento. En el laboratorio, el proceso se repite continuamente a lo largo del año.

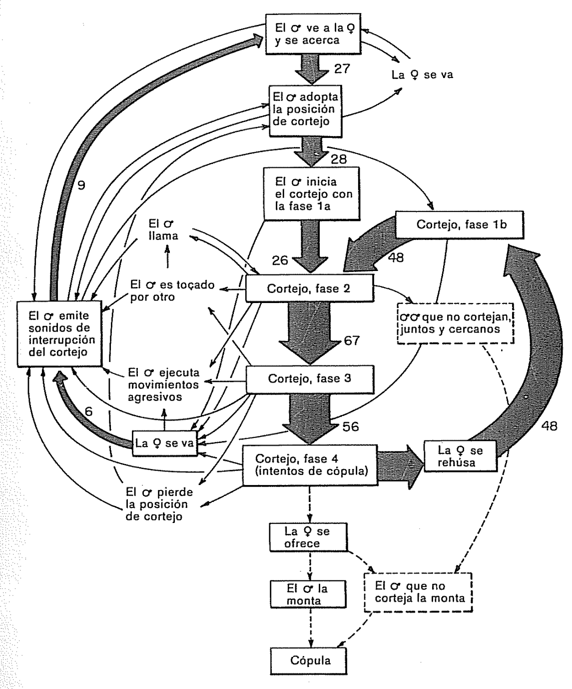


Figura 9-6
El procedimiento de cortejo más complejo conocido en insectos es el utilizado por los saltamontes del género Syrbula, *en este caso* S. admirabilis. *El número de observaciones de cada transición entre pasos se da al lado de cada flecha, indicándose con más precisión por el grosor de las mismas. Las señales separadas, incluyéndose aquellas fases rotuladas, están compuestas por combinaciones de vocalizaciones y movimientos de partes corporales. (De Otte, 1972.)*

Ostentaciones extremas de cortejo en insectos y vertebrados

A pesar de que los cerebros de los insectos sean mucho más pequeños que los de los vertebrados, sus ostentaciones muy elaboradas son, al menos, igual de complejas. Esta generalización se ve apoyada por la danza contoneada de las abejas melíferas y la combinación de pistas olorosas y ostentaciones táctiles de ciertas hormigas. También por las ostentaciones de cortejo de muchos tipos de insectos. Probablemente el modelo más complejo que se conoce sea el del saltamonte acrídido perteneciente al género *Syrbula* (véase la figura 9-6). Como describiera Otte (1972), las ostentaciones utilizadas en las secuencias se componen en su mayor parte de uno u otro de varios tipos de sonidos ejecutados por chirridos, combinados con especiales caricias realizadas con antenas y alas. Quizás el proceso de cortejo más elaborado conocido en vertebrados sea el del combatiente *Philomachus pugnax*. Los machos se comportan en los lugares de apareamiento y cortejo de acuerdo con su status y jerarquía de dominación. Se emplean un total de al menos 22 ostentaciones visuales, distinguiéndose los machos de los diferentes rangos mediante los subconjuntos de señales que usan (Hogan-Warburg, 1966; Rhijn, 1973). Mi impresión subjetiva es que los repertorios del cortejo en el insecto *Syrbula* y el ave *Philomachus* son ampliamente comparables en cuanto a complejidad.

Los cantos de las ballenas

La ostentación en solitario más elaborada que se conoce en una especie animal podría ser el canto de la ballena gibosa *Megaptera novaeangliae*. Descubiertos por W. E. Schevill y analizados luego con cierto detalle por Payne y McVay (1971), los cantos duran desde 7 hasta más de 30 minutos. El hecho realmente extraordinario establecido por Payne y McVay es que cada ballena observa una variación peculiar del canto, consistente en series muy largas de notas, siendo capaz de repetirlo indefinidamente (figura 9-7). Pocos cantantes humanos pueden mantener un solo de semejante longitud y complejidad. Los cantos presentan una intensidad muy elevada, lo bastante como

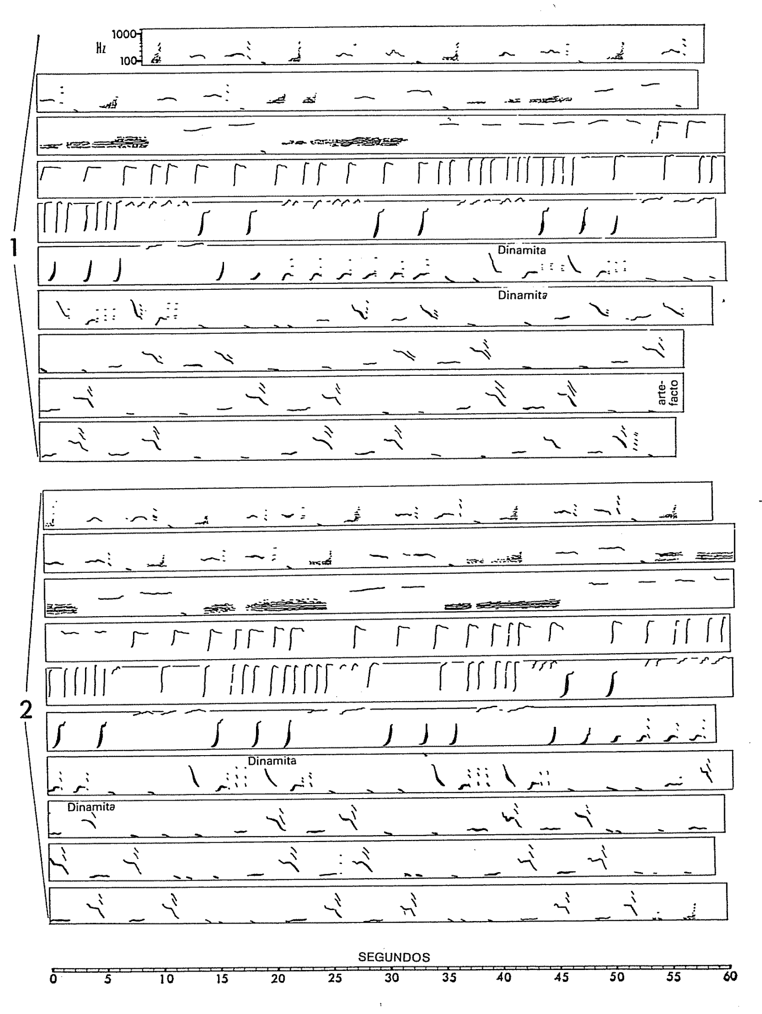


Figura 9-7

El canto de la ballena gibosa. Dura 30 minutos o más, y constituye quizás la ostentación más compleja descubierta hasta la fecha en animales. Los trazos espectrográficos que en este diagrama llevan los números 1 y 2, representan dos repeticiones del mismo canto ejecutado por un solo animal cerca de Las Bermudas. La notable consistencia de la secuencia de notas puede confirmarse comparando los dos registros paso a paso. (De Payne y McVay, 1971. Copyright © 1971 de la American Association for the Advancement of Science.)

para ser escuchados con claridad a través de la quilla de los barcos pequeños y por los hidrófonos, a lo largo de distancias de varios kilómetros. Las notas son incluso bellas al oído humano. Los gemidos profundamente bajos y los casi inaudibles sopranos altos se alternan con repetidos chillidos que aumentan o disminuyen de forma abrupta. Las funciones de este tipo de canto aún permanecen en la oscuridad. No hay evidencia de que las secuencias particulares de notas encierren una información especial. En otras palabras, el canto evidentemente no contiene oraciones o párrafos, sino que sólo está compuesto por

una sola ostentación muy larga. La hipótesis más plausible es la de que sirve para identificar a los individuos, y para mantener agrupados a los mismos durante las prolongadas migraciones transoceánicas. Pero la verdad no se conoce, y el fenómeno todavía podría encerrar nuevas sorpresas. Otras especies de ballenas usan vocalizaciones, algunas de ellas similares a algunos de los componentes del canto de la ballena gibosa (Schevill y Watkins, 1962; Schevill, 1964), pero ninguno es comparable a la complejidad que presenta esta especie.

Ostentaciones de los gorilas y chimpancés

De entre los animales terrestres, las ostentaciones más complicadas son, probablemente, las que presentan los dos simios antropoides más avanzados desde un punto de vista evolutivo; el gorila y el chimpancé. El famoso golpeteo pectoral del gorila no se da con demasiada frecuencia, presentándolo tan sólo los machos dominantes que tienen ya la espalda canosa. De acuerdo con Schaller (1965a), la ostentación completa está compuesta por nueve actos, que pueden presentarse por separado o en combinaciones de dos o más. En éste último caso, existe una tendencia en el sentido de que estos comportamientos aparezcan en la siguiente y predecible secuencia:

1. Para empezar, el gorila permanece sentado o de pie, mientras emite de 2 a 40 gritos claros, que en un principio son distintos pero luego se hacen confusos a medida que aumenta el tiempo.
2. Los gritos se interrumpen a veces cuando el gorila arranca una hoja o rama de la vegetación circundante, situándola entre sus labios, lo que parece ser una forma ritualizada de alimentación.
3. Justamente antes de llegar al clímax de la ostentación, el animal se levanta sobre sus cuartos traseros, adoptando una posición bípeda durante breves segundos.
4. Mientras se pone en pie, a menudo coge un puñado de vegetación y la arroja hacia adelante, los lados o abajo.
5. El clímax de la ostentación está en el golpeteo pectoral, durante el que el gorila, de pie, levanta sus brazos curvados lateralmente y se golpea el pecho de forma alternativa con las manos abiertas y haciendo un poco de ventosa, de 2 a 20 veces. Las percusiones son muy rápidas, de alrededor de 10 por segundo. Los gorilas a veces golpean sus abdómenes y muslos, así como las ramas y troncos de los árboles.
6. A veces, agitan una pierna en el aire mientras se golpean el pecho.
7. En el transcurso de, o inmediatamente después del golpeteo del pecho, el gorila corre hacia un lado, primero a paso corto y a dos patas y luego a cuatro, a lo largo de 3 m, hasta 20 o más.
8. Al tiempo que corre, el gorila agita un brazo a través de la vegetación, aplasta las hierbas, mueve las ramas y rompe los árboles a su paso.
9. El acto final de toda la ostentación consiste en golpear el suelo con una o ambas manos.

La ostentación parece que va bien en la advertencia y en la amenaza. Se observa con más frecuencia cuando el macho se encuentra con el ser humano o con otra tropa de gorilas, o cuando algún otro miembro de la tropa inicia la ostentación. Pero también se produce durante el juego y a veces, incluso en ausencia de cualquier otro estímulo visible para el observador.

Igualmente extraños son los «carnavales» de la tropa de chimpancés. De vez en cuando, en momentos insospechados del día o de la noche, grupos de monos se entregan a realizar ruidos, gritando a pleno pulmón, golpeando troncos y raíces de árboles con las manos, y agitando ramas, al tiempo que corren por el suelo o saltan de una rama a otra (Sugiyama, 1972). El aterrado observador humano se siente como en el infierno. Reynolds y Reynolds (1965) describieron su experiencia en el bosque Budongo de Uganda de la siguiente manera: «En el bosque estábamos intentando localizar chimpancés para observar, de ser posible, el comportamiento asociado con el tremendo tumulto. Por desgracia, esto resultó ser imposible. Las llamadas venían de todas direcciones a la vez y todos los grupos implicados parecían moverse alrededor con rapidez. Cuando estábamos orientados hacia una fuente de bullicio, llegaba otra de una dirección distinta. Los pataleos y los pies en rápida carrera se oían a veces por detrás, otras por adelante, así como los aullidos y prolongadas series de golpes (hasta 13 de estos rápidos golpes) que hacían temblar el suelo, sorprendiéndonos a cada pocos metros». A diferencia del golpeteo pectoral en los gorilas, los coros de los chimpancés son de naturaleza comunitaria. Lejos de servir para intimidar y dispersar a los animales, parecen servir para mantener en contacto a las tropas esparcidas, e incluso para unirlas todavía más. Los frenesíes se dan más a menudo cuando los monos están en marcha, o se han encontrado por primera vez en una zona de alimentación. Sugiyama y los Reynolds creen que sirven en parte para reclutar nuevos chimpancés hacia los recién descubiertos árboles frutales, pero la evidencia es pobre. Todavía hay posibilidades de que la ostentación tenga otras funciones, quizás completamente inesperadas.

Dúos

Para ultimar los conceptos de precisión y coordinación en las ostentaciones, en oposición a la mera complejidad, debemos volver a los dúos en las aves. Una manifestación extrema es la hallada en los sistemas de comunicación de los alcaudones africanos *(Laniarius)*, estudiados exhaustivamente por Thorpe (1963b), Wickler (1972b, c), y sus asociados. Las parejas de estas aves se mantienen en contacto mediante llamadas antifónicas, la primera de ellas vocalizando una o más notas, y su pareja respondiendo instantáneamente con una variación de la primera llamada. El intercambio es tan rápido, invirtiendo a veces no más de una fracción de segundo, que a no ser que el observador se halle entre ambas aves o utilice sofisticados equipos de grabación, no se da cuenta de que el canto es emitido por más de un ave (véase la figura 9-8). En al menos

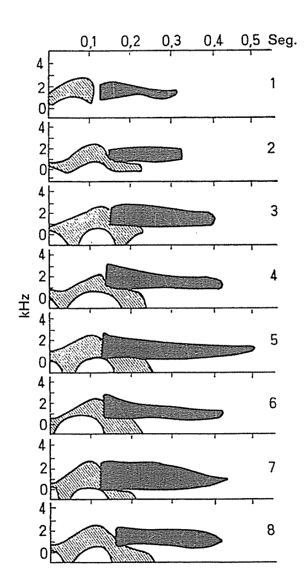


Figura 9-8

Dúos de alcaudones africanos. Ocho llamadas recíprocas de una pareja perteneciente a la especie de cabeza negra Laniarius erythrogaster *se representan aquí mediante espectrogramas de sonido. La llamada de un ave se muestra en el área rayada, mientras que la respuesta de la pareja en la negra. Las frecuencias que aparentemente se hallan por debajo de cero, se deben a distorsiones e interferencias por debajo de 50 ciclos. (De Hooker, 1969, después de Thorpe, 1963b.)*

una especie de alcaudón, *L. aethiopicus*, los miembros de la pareja aprenden a emitir dúos entre sí. Elaboran combinaciones lo bastante individuales como para que sean capaces de distinguirse aun estando fuera del campo de visión.

Los dúos, de una u otra forma, han evolucionado, probablemente de forma independiente, en muchas especies de aves, como grullas, águilas marinas, gansos, codornices, colímbidos, carpinteros, capitónidos, megápodos, campelágidos, martín pescadores, y muchas otras. Los intercambios varían en gran medida en cuanto a forma, de un grupo al siguiente. En general, sin embargo, muestran algunas amplias correlaciones ecológicas de un significado probablemente adaptativo. Las especies que ejecutan dúos son típicamente monógamas. Ambos sexos se parecen usualmente entre sí, y la pareja vive en ambientes donde parece ser claramente ventajoso el permanecer en contacto durante períodos largos de tiempo. En un análisis del dúo en la fauna avícola de Nueva Guinea, Diamond y Terborgh (1968) notaron, al igual que otros ornitólogos en otras partes del mundo, que muchas de las especies viven en zonas de mucha vegetación, donde las aves a menudo no pueden verse y se hacen necesarios intercambios vocales frecuentes para seguir en contacto. Pero en algunas otras especies, el contacto visual se mantiene durante la mayor parte del tiempo, aun cuando pueda existir todavía el dúo. Para estos casos, Diamond y Terborgh aventuraron la hipótesis de que el intercambio formaba parte de una adaptación a la crianza en un ambiente caprichosamente oscilante, donde los progenitores deben estar muy unidos y preparados para la reproducción, a poco que noten que las condiciones son favorables. Una tercera hipótesis, opuesta a esta última y elaborada por los mismos autores, es que el dúo reduce las posibilidades de hibridación entre especies próximas. Otras informaciones relativas a evolución, significado ecológico y desarrollo ontogénico sobre los dúos de aves africanas son las proporcionadas por Wickler y sus asociados (Wickler, 1972b, c; Wickler y Uhrig, 1969; von Helversen y Wickler, 1971) y por Todt (1970).

Capítulo 10

Comunicación: orígenes y evolución

¿De dónde proceden en primer lugar los códigos de comunicación de los animales? Comparando el comportamiento señalizador de especies próximas, los zoólogos pueden a veces agrupar los eslabones evolutivos que conducen incluso a los más extravagantes sistemas de comunicación. Cualquier cambio evolutivo que aumente la función comunicativa ha sido denominado «semantización» por Wickler (1967a). Hasta un extremo concebible de semantización, sólo evoluciona la respuesta. Así pues, el aparato sensorial y el comportamiento de las especies se altera de tal forma que proporciona una respuesta más adaptativa a algún olor, movimiento o rasgo anatómico preexistente, y que en sí mismo no cambia. Las langostas macho y los decápodos, por ejemplo, responden a la hormona de la muda (crustecdisona) de la hembra como si se tratase de un atractivo sexual. Es posible, aun cuando no esté probado, que la crustecdisona haya asumido una función señalizadora a lo largo de todo un cambio desarrollado en el comportamiento masculino. La gran mayoría de los casos conocidos de alteración semántica, sin embargo, implican *ritualización,* o sea, el proceso evolutivo por el cual un modelo de comportamiento cambia hasta llegar a ser incrementadamente efectivo como señal. Por lo común y quizás de forma invariable, el proceso se inicia cuando algún movimiento, o rasgos anatómicos o fisiológicos que sean funcionales en contextos totalmente distintos adquieran un valor secundario como señal. Por ejemplo, los miembros de una especie pueden empezar reconociendo una boca abierta como amenaza o interpretando la vuelta de espaldas de un oponente en medio del conflicto como un intento de fuga. En el transcurso de la ritualización, estos movimientos se ven alterados de una forma que hace su función comunicativa aún más efectiva. Típicamente, adquieren un soporte morfológico en forma de estructuras morfológicas adicionales que mejoran la conspicuidad del movimiento. También tienden a llegar a ser simplificados, estereotipados y exagerados en cuanto a forma. En casos extremos, la forma de conducta se aparta tanto de su estado ancestral que su historia evolutiva lo es todo menos imposible de descifrar. Al igual que las charreteras, las plumas de los chacós y demás adornos de los uniformes militares, las funciones prácticas que existían originariamente han sido obliteradas en orden a maximalizar la eficacia de la información.

Los rasgos biológicos ritualizados se denominan ostentaciones. Una forma especial de ostentación reconocida por los zoólogos es la *ceremonia,* un conjunto altamente evolucionado de comportamientos usados para conciliar, establecer y mantener los lazos sociales. Estamos familiarizados con las ceremonias en nuestra propia vida social. Aunque la cultura americana todavía sea demasiado joven como para tener muchos rituales que sean auténticamente indígenas, puede observarse un interesante conjunto a principios de curso en la universidad de Harvard. Durante el siglo XVII, el gobernador de Massachusetts estaba escoltado por lanceros a caballo, los sheriffs de los condados de Middlesex y Essex aparecen vestidos apropiadamente para representar a la autoridad civil, y un estudiante

pronuncia un discurso en latín. Cada una de estas representaciones ha perdido su función original y se ve perpetuada sólo con una ceremonia en el sentido literal de la palabra. De forma muy paralela, los animales usan ceremonias para restablecer los lazos sexuales, para cambiar la posición en el nido y para evitar o reducir la agresión durante las interacciones próximas. La ceremonia, utilizando una frase de Edward Armstrong, es el antídoto que se ha desarrollado contra la torpeza, el desorden y la equivocación.

La ritualización del comportamiento de los vertebrados se inicia a menudo en circunstancias conflictivas, sobre todo cuando un animal no se decide a ejecutar un acto. La duda en el comportamiento comunica a los espectadores del acontecimiento pertenecientes a la misma especie el estado de ánimo del animal o, para ser más precisos, su línea probable de actuación. La advertencia puede empezar su transformación evolutiva como simple movimiento de intencionalidad. Las aves que van a levantar el vuelo, habitualmente se agachan, alzan sus colas y extienden las alas ligeramente justo antes de despegar. Muchas especies han ritualizado, de forma independiente, una o más de estas componentes hacia señales efectivas (Daanje, 1950; Andrew, 1956). En algunas especies, las plumas blancas del obispillo provocan un conspicuo centelleo al levantarse la cola. En otras, los extremos de las alas dan golpes rápidos y ligeros hacia atrás, para mostrar las zonas conspicuas de las plumas primarias de las alas. En sus formas más elementales, las señales sirven para coordinar los movimientos de los miembros de la bandada, y quizás también para informar de la existencia de algún depredador en las proximidades. Cuando

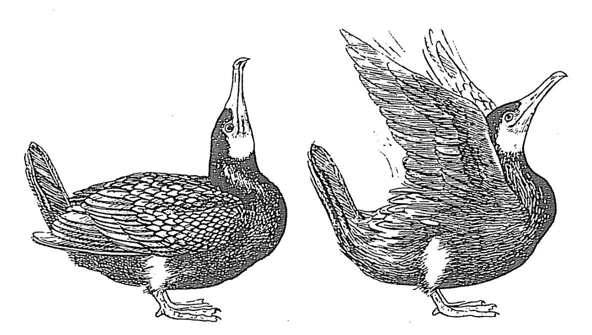


Figura 10-1
Los movimientos con intención de volar han sido ritualizados para servir como ostentación de cortejo, en el macho del cormorán europeo Phalacrocorax carbo. *En presencia de la hembra, el macho ejecuta una modificación no funcional pero conspicua de emprender el vuelo. (De Hinde, 1970, después de Kortlandt, 1940. De* Animal Behaviour, *por R. A. Hinde. Copyright © 1970 de McGraw-Hill Book Company. Usado con permiso.)*

se añaden componentes hostiles, como el empujar con la cabeza o extender las alas mientras el ave se enfrenta a su oponente, los movimientos precursores del vuelo llegan a ritualizarse en señales de amenaza. Pero las manifestaciones más elaboradas y extremas de esta forma de ritualización se dan allí donde los movimientos básicos se transforman en ostentaciones de cortejo (véase la fig. 10-1).

Las señales también pueden evolucionar a partir de la ambivalencia creada por el conflicto entre dos o más tendencias de comportamiento (Tinbergen, 1952). Cuando un macho se enfrenta a un oponente que no se decide a atacar o a escapar, o se acerca a una pareja potencial con fuertes tendencias tanto a la intimidación como al cortejo, no puede escoger en primer lugar ninguna de estas líneas de actuación. En su lugar, ejecuta un tercer acto, en apariencia desatinado. Dirige su agresividad hacia algún objeto cercano, como un guijarro, un tallo de hierba o un espectador, que son los que sirven de cabeza de turco. O bien, el animal puede desviarse hacia una *actividad sustitutiva,* que es una forma de conducta que sólo afecta a la circunstancia en que se halla el animal. Éste, por ejemplo, se asea y arregla las plumas, o ejecuta movimientos no efectivos de construcción del nido, o simulacros de comer y beber. Estas actividades redirigidas y desplazadas han sido ritualizadas a menudo hasta llegar a constituir señales claras usadas en el cortejo. Como Tinbergen expresó la cuestión, estas señales nuevas provienen de formas motoras preexistentes que se han «emancipado» en el proceso evolutivo a partir del antiguo contexto funcional.

El concepto de ritualización se debe a Julian Huxley en su estudio de 1914 sobre el somormujo lavanco *(Podiceps cristatus),* que se desarrolló aún más explícitamente en una monografía posterior sobre el colimbo chico *(Gavia stellata)* (1923). En su primer trabajo, a Huxley le chocó la naturaleza aparentemente simbólica con la que los movimientos del somormujo sale del agua precipitándose en la plataforma del nido. Esta aproximación del ave indica sus deseos de aparearse, y sus movimientos y gestos sobre la misma han sido modificados más tarde en vistas a la cópula. Aunque el somormujo lavanco sea filogenéticamente un ave primitiva, emplea algunas de las ostentaciones de cortejo y de establecimientos de los lazos de la pareja más elaborados que puedan encontrarse en vertebrados. Mucho después, las observaciones de Huxley fueron ampliadas y precisadas por K. E. L. Simmons (1955), e interpretadas de nuevo de acuerdo con los conceptos de la moderna teoría etológica, por el mismo Huxley 1966). Las ostentaciones, tres de las cuales pueden verse en la figura 10-2, no presentan sólo un interés histórico, sino que también proporcionan un excelente paradigma de la formación de la hipótesis relativa al camino exacto de la ritualización. Cada una de las notables ceremonias del somormujo son ejecutadas con máxima intensidad cuando las aves apareadas se reúnen al cabo de un período de separación. Cada una está compuesta de posturas y movimientos que se hallan entre los más conspicuos del repertorio de las aves: el levantamiento del copete durante la cere-

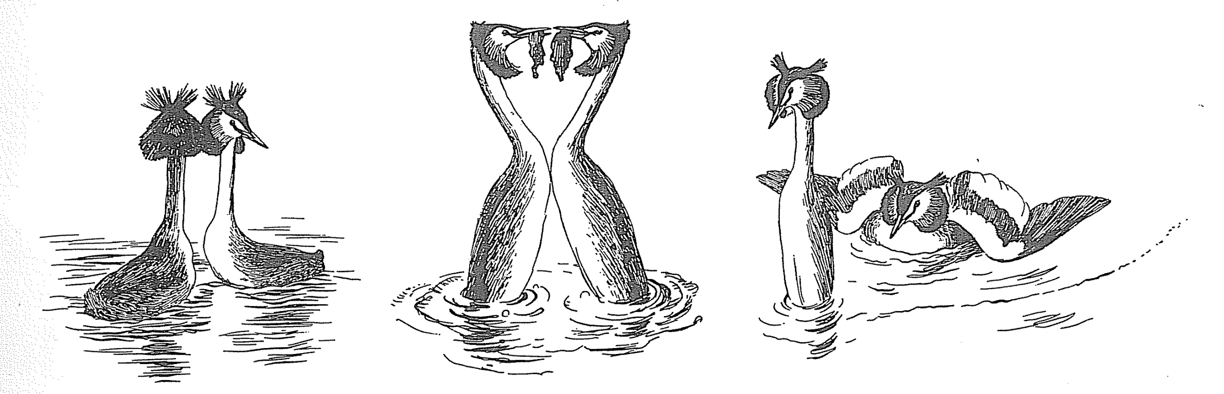


Figura 10-2
Tres ceremonias de formación de vínculos en el somormujo lavanco. Izquierda: ceremonia de agitación mutua de las cabezas, aparentemente ritualizada a partir de los movimientos de despedida, en los que un ave cambia de la agresión al apaciguamiento. Centro: ceremonia mutua de la danza del pingüino, durante la cual ambas aves se presentan algas del tipo usado en el nido; sobre esta ceremonia se ha lanzado la hipótesis de que se hubiera originado como una forma ritualizada de desplazamiento de la construcción del nido. Derecha: ceremonia de descubrimiento recíproco; uno de los participantes se alza ligeramente mientras el otro extiende las alas en la ostentación del gato, movimiento que combina elementos de defensa y cortejo. (De Simmons, 1955.)

monia de agitación de la cabeza, por ejemplo, los movimientos de inmersión que preceden a la danza del pingüino, y la extensión de las alas de la ostentación del gato. Finalmente, muchas de las componentes pueden ser razonablemente homologadas con los movimientos más básicos de desafío y apaciguamiento usados por las aves en otras circunstancias. Esto se hace particularmente cierto en la ceremonia de agitación de la cabeza, durante la cual los somormujos se aproximan con hostilidad, pero entonces se dan golpecitos con sus picos hacia adelante y hacia los lados rehuyendo la posición de ataque.

Durante aproximadamente una década después de la aparición del artículo de Tinbergen en 1952, la mayor parte de etólogos hallaron que era fácil interpretar los sistemas de comunicación como los del somormujo lavanco, por lo cual empezó a conocerse como la teoría conflictiva del origen de las ostentaciones. Las explicaciones fueron aparentemente menospreciadas por el modelo neurofisiológico de Tinbergen. Una actividad de desplazamiento era simplemente «una actividad perteneciente a la forma motora ejecutiva de un instinto más que una activación del mismo». La descarga irrelevante de la actividad estaba forzada por «exceso de impulso». En el tiempo evolutivo el centro ejecutivo adoptivo toma posesión del instinto en su nuevo contexto, le da forma de señal mediante las formas usuales de ritualización, y lo emancipa del viejo centro ejecutivo. La ostentación recién creada estaba entonces libre de evolucionar con la sola referencia del sistema de comunicación al que servía. Quizás la aplicación más completa de la teoría conflictiva fuera realizada por Moynihan (1958), en sus estudios acerca del comportamiento hostil de las gaviotas del norte de América. En base a impresiones subjetivas de campo, Moynihan intentó diseñar un mapa sobre la posición de las diversas ostentaciones agonísticas de las gaviotas en un campo de dos dimensiones definidas a lo largo de un eje, mediante la variación graduada que iba de una orientación predominantemente hostil a otra de fuga, y según el segundo eje por la intensidad de la motivación hostil. Por ejemplo, la ostentación de agachamiento se interpretaba como resultado de una opción del animal muy excitado entre la fuerza y la fuga, mientras que la ostentación erguida agresiva se observaba como la respuesta de un ave con una tendencia débil pero agresiva en su mayor parte.

Los experimentos subsecuentes en neurofisiología con pájaros y mamíferos no consiguieron proporcionar una confirmación de la existencia de centros ejecutivos, mecanismos desencadenadores innatos de otros elementos clave en los modelos primitivos de Lorenz-Tinbergen; y la teoría conflictiva ha sido modificada alejándose de su original y provocativa forma. Ha sido desarrollada por Andrew (1963, 1972), Wickler (1969b) y otros, sobre todo con referencia a mamíferos. Los nuevos puntos de vista son los siguientes. Muchas señales evolucionan a partir de intenciones ritualizadas y actividades de desplazamiento, en gran medida de la forma concebida por Daanje y Tinbergen. Pero la ritualización es un proceso evolutivo altamente oportunista y penetrante que puede arrancar de casi cualquier forma conveniente de conducta, estructura anatómica o cambio fisiológico, no sólo de actividades de desplazamiento. Como Andrew ha precisado, las señales deben ser cuidadosamente analizadas con respecto al contexto biológico inmediato

en que se dan, y sin referencia a nociones preconcebidas de conflictos y cosas parecidas. Cuando hacemos esto, resulta claro que todos los tipos de procesos biológicos, desde al rubor y la transpiración hasta la defecación y la secreción de mucus, estando algunos bajo el control del sistema nervioso autónomo, han sido adoptados por una u otra especie. Los ejemplos siguientes ilustran la naturaleza casi proteana del proceso.

Depredación ritualizada. Formando parte de las ceremonias de cortejo, la garza real *(Ardea cinerea)* macho, ejecuta de forma rutinaria lo que constituye claramente un movimiento de pesca. Con la cresta y las plumas de ciertas partes del cuerpo erectas, apunta su cabeza hacia abajo como si golpeara a un objeto situado enfrente suyo y hace sonar fuertemente sus mandíbulas (Verwey, 1930).

Intercambio ritualizado de alimento. El entrecruzamiento de picos en las aves sirve para múltiples funciones, centradas en el establecimiento y mantenimiento de los lazos (Wickler, 1972a). En algunas especies tales como el agapornis de máscara negra, *Agapornis personala,* se utiliza por las parejas como ceremonia de salutación o para finalizar las disputas. En otras, como el arrendajo del Canadá *Perisoreus canadensis,* el entrecruzamiento de picos es una señal de apaciguamiento empleada por las aves subordinadas de las bandadas. La ostentación se ha originado evidentemente como una variante ritualizada del intercambio de alimento entre jóvenes y adultos. Cuando un ave subordinada lo emplea en el apaciguamiento, es usualmente similar o idéntico a los movimientos de súplica de los polluelos, que incluyen una postura corporal de acurrucamiento y una vibración de las alas. El entrecruzamiento de picos de las parejas se acompaña a menudo de una alimentación real de una de las aves por parte de la otra. El macho del periquito da de comer a la hembra con regularidad, que permanece en el nido cuidando de los polluelos. Los machos de la golondrina de mar perteneciente al género *Sterna* alimentan a sus consortes justamente antes o durante la cópula, mediante movimientos que parecen idénticos a la alimentación de los jóvenes (Nisbet, 1973).

La ceremonia de salutación de los lobos y de los perros salvajes africanos es muy similar al entrecruzamiento de picos de los pájaros. Los individuos subordinados se aproximan a los miembros de la jauría que ostentan un rango superior, adoptando una postura servil, lamiendo y mordiendo el área bucal. Las jaurías de perros salvajes africanos también utilizan el comportamiento para incitar y, quizás también, para coordinar las persecuciones. La ceremonia de salutación parece haberse derivado de los movimientos de súplica de las crías, que elementalmente inducen a los adultos la regurgitación de porciones de comida para ellas. Una variante intermedia del comportamiento es el «husmeo» entre los lobos adultos, en el cual un animal explora los labios del otro con su hocico y boca, en un aparente intento de descubrir si éste ha comido recientemente o no (Mech, 1970).

El *non plus ultra* del ceremonial del intercambio de alimento se encuentra en el acto central del cortejo en ciertas especies de insectos pertenecientes a la familia de los Empididae (Kessel, 1955). Los empídidos primitivos, o al menos aquellas especies que son primarias en cuanto a comportamiento reproductor, se enzarzan en una forma de cortejo básicamente similar a la de otros insectos. Pero debido a que los empídidos son depredadores, la hembra, de forma ocasional, apresa y devora al macho. Los machos de unas pocas especies, como ciertos miembros de *Empis, Empimorpha* y *Rhamphomyia,* alejan este peligro atrapando primero a un tipo de mosca y la presentan como regalo de bodas a la hembra. Mientras que ella devora a la víctima, el macho consuma la cópula a salvo. El segundo paso en la ritualización lo exhiben *Hilara* y *Rhamphomyia.* El macho caza a la presa, pero en vez de buscar una hembra, se une a otros machos en una danza aérea. El enjambre de machos constituye ahora el atractivo para la hembra, que vuela hacia él y halla a su pareja. En las últimas etapas, trazadas meticulosamente por Kessel y otros autores, a través de la taxonomía laberíntica de las especies de empídidos, cuyos machos danzantes empiezan a añadir fibras o glóbulos de seda a las presas objeto de regalo para hacer más conspicuos los enjambres nupciales. En ciertas formas de *Empis,* toda la presa es cubierta con una película de seda, produciendo la primera pelota. La ritualización está ya completamente avanzada en este punto, pero aún puede llegar más lejos. En *Empis* y *Empimorpha,* el tamaño de la presa se reduce, por lo que el regalo consiste en su mayor parte en una bola. De hecho, el insecto muerto es tan pequeño y tan seco y aplastado, aparentemente debido a la alimentación previa del macho, que ya no sirve de nutrición significativa para la hembra. El estadio final en la evolución puede suponerse. En *H. granditarsus* y *H. sartor,* el macho no consigue ninguna presa, sino únicamente una pelota que es aceptada por la hembra. Un rasgo curioso de la historia es que este último estadio fue el primero en descubrirse, debiéndose al Barón Osten-Sacken en 1875. Su frustración fue, por supuesto, total. Sin lugar a dudas, aún estaríamos especulando acerca de la evolución de este comportamiento, si series notables de especies intermedias no hubieran salido subsecuentemente a la luz gracias a los esfuerzos combinados de generaciones de entomólogos.

Chasquido de labios. Los primates superiores, tipificados por el babuino *Papio cynocephalus,* utilizan el chasquido de labios como un saludo conciliador que sirve para todo. Lo emplean de una forma más notable en el transcurso de los encuentros sexuales, o como respuesta a objetos sexuales. La señal parece consistir en rápidos movimientos repetidos de succión. Anthoney (1968) trazó su desarrollo ontogénico en babuinos jóvenes, a partir de una crianza elemental orientada hacia la madre hasta una conducta separada de salutación dirigida hacia otros miembros de la tropa. Muchos rasgos anatómicos son especialmente efectivos en la inducción del chasquido de labios; todos son rosados como los pezones de la madre y muchos se parecen a ellos en cuanto a forma. Se incluyen los pezones y epidermis sexual de la hembra en estro, el pene del macho y el rostro y perineo de la cría.

Sonrisa y risa. Van Hooff (1972) cree que la risa y la sonrisa pueden considerarse de una forma muy directa como ostentaciones similares e igualmente complejas, del tipo usado por otros primates superiores. La sonrisa, de acuerdo con la hipótesis de van Hooff, se derivó en la evolución a partir de la «ostentación de dientes descubiertos», una de las señales más primitivas desde un punto de vista filogenético. Los miembros de la mayoría de especies de primates asumen esta expresión al enfrentarse a un estímulo aversivo y presentan una tendencia a escapar que va de moderada a fuerte. La ostentación se intensifica cuando la fuga se frustra. En primates superiores la ostentación de dientes descubiertos es, comúnmente, de expresión silenciosa. Entre los chimpancés está mucho más graduado en cuanto a intensidad y se usa, de forma flexible, para establecer contactos amistosos dentro de la tropa. La «ostentación de boca abierta relajada», acompañada a menudo de una vocalización espirada, es una señal ordinariamente asociada con el juego. En el hombre, estas dos señales, la ostentación silenciosa de los dientes descubiertos y el de la boca relajada, parecen converger hasta formar dos polos en una nueva y graduada serie que va desde una respuesta amistosa en general (sonrisa) hasta el juego (risa). Una tercera clase de señal que se desarrolló a partir de expresiones faciales arcaicas, es la ostentación del grito con dientes descubiertos. Esta conducta, ampliamente extendida entre los primates pero ausente en el hombre, indica un miedo extremo y sumisión, así como una presteza al ataque en caso de que el animal sea más presionado. (Véase la figura 10-3).

Vuelo ritualizado. El cortejo del macho en algunas especies de aves implica una elaborada y conspicua forma de vuelo, durante la cual se revelan unas formas en el plumaje para conferir una ventaja máxima. En la figura 10-4 puede observarse un ejemplo. Los machos de muchas especies de saltamontes oedipodinos ejecutan vuelos de ostentación que parecen atraer a las hembras que se hallan en el suelo. Durante los mismos, vuelan hacia arriba mientras hacen centellear sus alas traseras brillantemente coloreadas o haciéndolas chasquear con rapidez hasta crear una peculiar vocalización llamada «crepitación» por los entomólogos (Otte, 1970).

Respiración ritualizada. Los camaleones africanos ejecutan ostentaciones en sus territorios hinchando los flancos de sus cuerpos y deshinchándolos, en un exagerado movimiento respiratorio. Este comportamiento se acompaña de balanceos y sacudidas de la cabeza, lo que parecen ser acometidas defensivas y ritualizadas con la misma (Kästle, 1967).

Excreción y secreción ritualizadas. Los principios del concepto de evolución de la señal estaban casi exclusivamente basados en señales visuales y auditivas, que son las más fáciles de percibir por los seres humanos. Ahora que los estudios acerca de la comunicación química han alcanzado el mismo relieve, han surgido ejemplos de una modificación paralela de los productos secretados y excretados. En orden a marcar sus puestos olorosos, diversos mamíferos utilizan productos catabólicos liberados en la orina y heces, así como determinados productos glandulares liberados por glándulas asociadas a la uretra y al ano. Algunas de las especies, como la rata gigante de África *(Cricetomys gambianus)*, la mangosta y otros vivérridos, emplean posturas de manos y otros movimientos distintos de la defecación y la micción básicas, en orden a depositar el olor en los troncos de los árboles y en otros objetos situados por encima del nivel del suelo. Los componentes olorosos de la orina en el ratón han adoptado una función reguladora de la reproducción, sirviendo para bloquear o para coordinar los períodos de fertilidad y las concepciones de acuerdo con las circunstancias. Los jabalíes domésticos liberan una sustancia con la orina que induce la lordosis en la hembra. De forma paralela, las hormigas legionarias y las formicinas depositan pistas olorosas mediante sustancias del intestino posterior. Aunque la señalización por pistas sea un comportamiento completamente distintivo, es razonable lanzar la hipótesis de que haya nacido como una forma ritualizada de defecación.

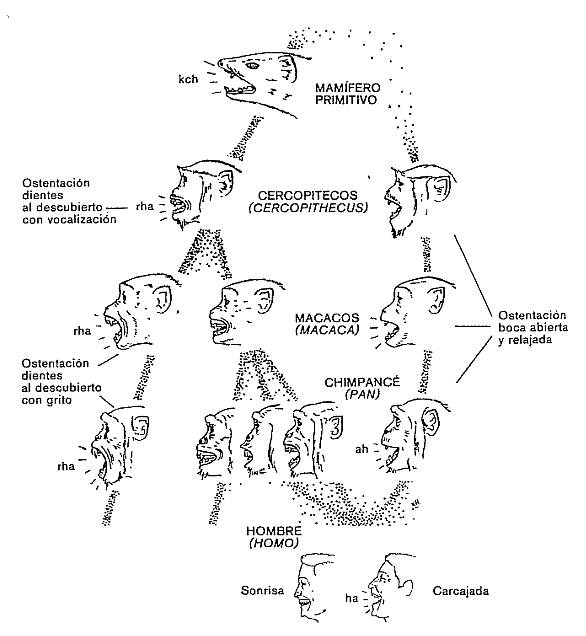
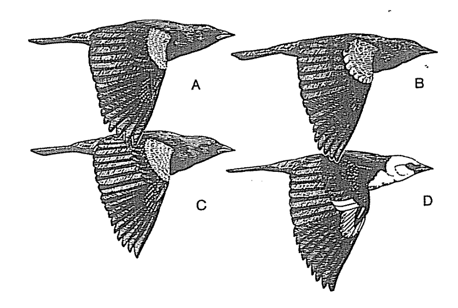


Figura 10-3
Filogenia de las señales faciales en los primates. (Modificación de van Hooff, 1972.)

La ritualización de productos de deshecho no debe confinarse a las heces y orina. El atractivo sexual de las hembras



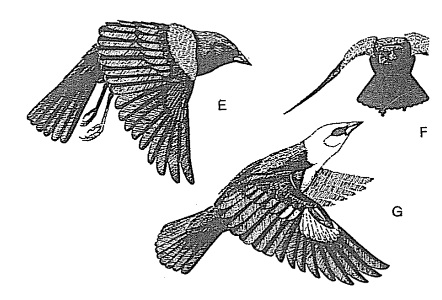


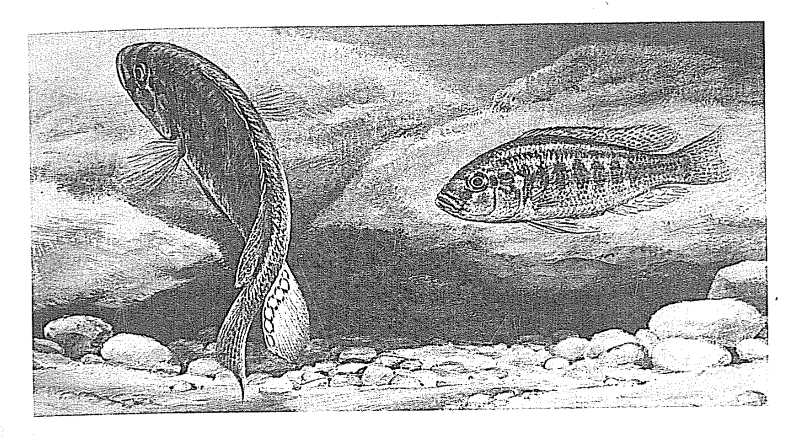
Figura 10-4
Ritualización del vuelo en el mirlo macho. El vuelo normal se muestra en tres razas del mirlo alirrojo Agelaius phoeniceus *(A-C) y del tordo mexicano cabecigualdo (D). (E) y (F) presentan dos aspectos del mirlo alirrojo en vuelo ritual, y (G) una vista lateral de la segunda especie en la misma forma de ostentación. (De Orians y Christman, 1968. Publicación original de la University of California Press; reproducido con el permiso de la Universidad de California.)*

de macaco rhesus emana de la vagina. Se ha visto recientemente que consiste en una mezcla de al menos cinco ácidos grasos de cadena corta (Curtis y col., 1971). Estas sustancias son de ordinario, productos del metabolismo de los lípidos y bien pudieran haber sido apropiadas por la evolución gracias a una ritualización parcial de tales materiales excretados a bajas concentraciones a través de la epidermis.

La superficie corporal de cualquier vertebrado contiene como mínimo, trazas de cientos de sustancias de secreción y excreción que son aprovechables por el proceso de semantización. El mucus epidérmico del pez podría servir de ejemplo. Experimentos recientes (Rosen y Cornford, 1971) muestran que las propiedades hidrodinámicas de las sustancias mucosas de los peces les permiten alcanzar velocidades mucho más considerables de lo que permitirían otros medios, y podemos suponer que el incremento de la velocidad es la función primaria del material. Pero las sustancias mucosas de los peces también constituyen una auténtica central química de sustancias olorosas solubles en el agua, propiedad que lo adapta de antemano para funciones de comunicación. Nordeng (1971) descubrió que las umbras jóvenes *(Salmo alpinus)* son atraídas hacia las corrientes ocupadas por sus progenitores. Lanzó la hipótesis de que la migración anadroma de este pez es guiada por olores específicos de la mucosa epidérmica de los padres.

Es fácil que el caso más fantástico de ritualización química demostrado hasta la fecha, sea la explotación del AMP cíclico con propósitos comunicativos por parte de los mohos celulares del limo. Esta sustancia, el 3'5'-monofosfato de adenosina cíclico, sirve de mensajero intracelular en todos los organismos. Estimula ciertas formas de expresión genética y, al menos en vertebrados, media entre las hormonas que llegan a la membrana celular y los enzimas seleccionados del interior de esta membrana (Pastan, 1972). El ciclo vital de los mohos celulares del limo consiste en una alternancia del estadio de ameba con el de seudoplasmodio multicelular, que viaja en forma de lingote antes de llegar a un punto de reposo y empezar a producir esporas a partir de cuerpos altamente fructíferos. El seudoplasmodio se crea a partir de una agregación de amebas, y ésta es conducida por minúsculas cantidades de una sustancia denominada acrasina. Recientemente, la acrasina ha sido identificada como AMP cíclico (Konijn y col., 1967). Porqué esta sustancia en particular, de entre las muchas generadas por las amebas, fue seleccionada en la evolución para asumir funciones de feromona, es algo que todavía permanece en el misterio.

Automimetismo. La ritualización, en algunas de sus formas más extremas y elegantes, se da cuando un sexo o un estadio vital evoluciona hasta imitar la comunicación de otros tipos de individuos pertenecientes a la misma especie. Mediante la explotación de las respuestas del modelo, la mímica aumenta su propia eficacia. Ya que la automímica se emplea en el comportamiento social de una u otra forma, el modelo también se beneficia, o al menos, no se ve seriamente dañado. El concepto de automímica ha sido desarrollado principalmente por Wolfgang Wickler (1962, 1967, 1969). Uno de los ejemplos más espectaculares es el que puede verse en la figura 10-5. Los machos de ciertas especies de peces que cuidan a su descendencia con la boca, pertenecientes al género de agua dulce *Haplochromis,* presentan conspicuas manchas alineadas y continuas en sus aletas anales. Estas marcas se parecen, en diversos grados de precisión, a los huevos transportados por las hembras en sus bocas para protegerlos. Las hembras presentan una fuerte tendencia a recoger los huevos que caen accidentalmente de su boca. Los machos explotan este comportamiento presentando las manchas de la aleta anal cerca del fondo del lago. Cuando se aproxima una hembra e intenta recoger los «hue-



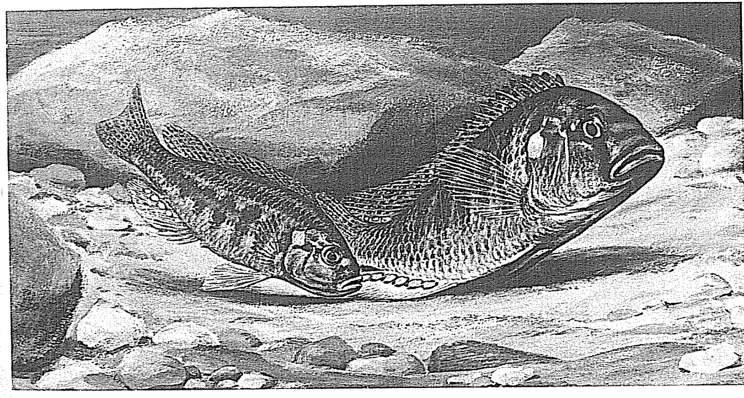


Figura 10-5
Automimetismo en el pez incubador bucal Haplochromis burtoni. *Arriba: la hembra es atraída por las manchas de la aleta anal en el macho, que es mayor, pues se parecen a los huevos que lleva en la boca. Abajo: cuando ésta intenta recoger los huevos, recibe el esperma liberado por el macho, lo que causa la fertilización de los huevos reales. (De Wickler, 1967a.)*

vos», recibe esperma en su boca, fertilizándose inadvertidamente los huevos reales que porta en ella.

Una forma similar de beneficio mutuo en cuanto a engaños es la llevada a cabo por las hienas hembras, quienes poseen un pene falso extraordinariamente convincente, que es usado en parte como señal de apaciguamiento. El folklore ha sostenido, al menos desde los tiempos de Aristóteles, que la risa de las hienas representa un malvado placer hacia su habilidad para cambiar de sexo. De hecho, las ostentaciones peneanas son importantes señales de apaciguamiento en las sociedades de hienas que están organizadas en base a la agresividad. Wickler también ha resaltado la importancia de estos cambios de comportamiento sexual a social, que constituyen un significativo acontecimiento en la evolución de la vida social de los primates. Alrededor de los períodos fecundos en las hembras de muchos monos del Viejo Mundo, éstas desarrollan grandes hinchazones rojas en las porciones desnudas de la piel que rodea el orificio genital. En casos extremos, el crecimiento se hace tan excesivo que el animal tiene dificultad para sentarse. La hembra se presenta sexualmente a los machos agachándose y levantando sus cuartos traseros para conseguir una exposición máxima del área genital. Aunque el color y la forma únicos de la epidermis sexual no se haya demostrado experimentalmente que sirvan

como desencadenadores visuales del comportamiento sexual, es muy razonable suponer que así sea. Los machos inspeccionan el área genital, incluida la piel, y también a veces llegan a olerla, un comportamiento que quizás indique la presencia de feromonas sexuales del tipo identificado en el macaco rhesus. Los machos de los papiones sagrados y algunas otras especies, poseen un trasero permanentemente coloreado, que presentan al saludar y apaciguar a otros machos. Esta charada sexual llega a menudo tan lejos, que el macho que recibe la presentación lo monta brevemente en una imitación de cópula. Estos encuentros homosexuales acarrean un auténtico automimetismo sugerido por el hecho de que los machos posean traseros coloreados sólo en aquellas especies donde la epidermis sexual femenina se transforma durante el período fecundo. El caso es particularmente intenso allí donde las hembras de sólo unas especies en un grupo grande presentan hinchazones, y los machos de las mismas especies, y sólo de las mismas especies, poseen traseros similarmente coloreados. De entre las muchas clases de monos devoradores de hojas del Viejo Mundo, incluyendo a langures *(Presbytis)*, narigudos *(Nasalis)*, *Pygathrix*, y guerezas y colobos *(Colobus)*, sólo el colobo rojo *(C. badius)* y el verde *(C. verus)* presentan hinchazones rojas femeninas durante los períodos de fecundidad, mientras que sólo en una de estas dos especies presentan los machos unas posaderas alteradas, que se parecen a las hinchazones de las hembras no sólo en cuanto a color, sino también a forma. Una revisión más reciente de las ostentaciones en primates, incluyéndose una evaluación de la hipótesis de Wickler sobre el automimetismo, es la proporcionada por Crook (1972).

Origen de las señales. Aunque los estudiosos de la conducta animal hayan concentrado su atención de forma correcta en la variación de la función en el proceso de ritualización, también es posible que los órganos de señalización y los comportamientos puedan surgir *de novo* en el servicio primario de la comunicación. Ciertas glándulas de los insectos sociales parecen caer dentro de esta categoría, incluida la glándula esternal de los termes y la de Pavan de las hormigas dolicoderinas, empleadas en la deposición de rastros, la glándula anal de las hormigas dolicoderinas empleada en la alarma y defensa, la glándula postfaríngea de todos los grupos de hormigas empleada en la alimentación de las larvas, y la glándula de Nasanov de las abejas melíferas utilizada en la atracción y la reunión (Wilson, 1971a). Ninguna de estas estructuras parece tener precursores en los insectos no sociales. Por supuesto, podría argüirse que las glándulas inevitablemente surgen de células epiteliales preexistentes no diferenciadas, pero esta forma de evolución no es ritualización en nada que se parezca al sentido ejemplificado por los estudios clásicos con vertebrados.

LAS VÍAS SENSORIALES

El concepto de ritualización y sus consecuencias posteriores nos han dejado con una imagen de extremo oportunismo en la evolución de los sistemas de comunicación, en que las señales son moldeadas a partir de cualquier proceso biológico que sea conveniente para la especie. De todas formas, es lícito analizar las ventajas e inconvenientes de las diversas modalidades sensoriales como si estuvieran compitiendo en un mercado abierto, por el privilegio de llevar los mensajes. Dicho de una forma más familiar, podemos hipotetizar de forma razonable que las especies evolucionan hacia una mezcla de rasgos sensoriales que maximaliza, o la energía, o la eficacia informacional, o ambas cosas. Examinemos ahora cada una de las modalidades sensoriales con especial referencia a su capacidad competitiva, mencionando las ventajas y desventajas relativas de sus propiedades físicas.

Comunicación química

Las feromonas, o sustancias usadas en la comunicación entre miembros de la misma especie, fueron probablemente las primeras señales puestas en servicio en la evolución de la vida. Cualquier comunicación entre las células ancestrales de las algas azules y verdes, bacterias y otros procariotas, fue con certeza de tipo químico, y este sistema debe haber continuado entre los protozoos eucarióticos descendientes de ellas. En este punto de nuestros conocimientos, aún es razonable especular con J. B. S. Haldane que las feromonas son los antepasados directos de las hormonas. Cuando el soma de los metazoos se organizó en la evolución, las hormonas aparecieron simplemente como el equivalente intercelular de las feromonas que mediaban el comportamiento entre los organismos unicelulares. Con la aparición de sistemas orgánicos bien formados entre platelmintos, celentéreos y otros metazoos, fue posible crear sistemas más sofisticados de recepción visual y auditiva, equipados para manejar tanta información como los quimiorreceptores de los organismos unicelulares. Ocasionalmente, estas nuevas formas de comunicación desbordaron los sistemas químicos originales, pero las feromonas siguen siendo las señales fundamentales de la mayoría de organismos. Este importante hecho no fue apreciado íntegramente en los primeros tiempos de la Etología, cuando la atención estaba naturalmente dirigida hacia sistemas visuales y auditivos en aves y otros grandes vertebrados cuya fisiología sensorial se parece más a la nuestra propia. Pero en la actualidad, se han descubierto sistemas químicos en muchos microorganismos y plantas inferiores, así como en la mayor parte de los filos principales. Continúan siendo importantes en gran medida en las especies en cualquier búsqueda deliberada de ellos, hasta un punto que convierte en razonable el conjeturar que la comunicación química es virtualmente universal entre los organismos vivos. La tabla 10-1 contiene un informe del avance de los resultados de los estudios filogenéticos que están siendo desarrollados por muchos investigadores. Los sistemas químicos no sólo están ampliamente extendidos, sino que al menos son igualmente diversos en cuanto a función que los sistemas visuales y auditivos.

La comunicación química de un alto grado de sofisticación

Tabla 10-1
Distribución filogenética de los sistemas de comunicación química.

Taxón	Actividad de la feromona	Naturaleza química de la feromona	Autoridad
PROTISTA			
Volvox sp.	La sustancia femenina induce a que los gonidios se transformen en paquetes espermáticos	Peso molecular elevado sobre 200 000; probablemente una proteína	Starr (1968)
Paramecium bursaria	Reconocimiento de la pareja por contacto cilial	Aparentemente una proteína	Siegel y Cohen (1962) Müller y col. (1971)
ALGAE			
Ectocarpus siliculosus (alga parda)	Los gametos femeninos atraen a los masculinos	Alo-*cis*-1-(ciclo-heptadien-2',5'-il)-butenol-1	
FUNGI			
Allomyces sp. (moho acuático)	Atractivo del esperma producido por los gametos femeninos; activo a 10^{-10} M	Sirenina: sesquiterpeno oxigenado con un centro de ciclohexano; $C_{15}H_{24}O_2$	Machlis y col. (1968)
Achlya bisexualis (moho acuático)	Inducción de hifas anteridiales en la planta masculina; activo a 2×10^{-10} gm/ml	Anteridiol: un esteroide $C_{29}H_{42}O_5$	Barksdale (1969)
Mucor mucedo	Inducción de hifas sexuales en el sexo opuesto	Una «gamona»: $C_{20}H_{25}O_5$	Plempel (1963)
Dictyostelium discoideum (moho del limo)	Atracción y agregación de células ameboides	Acrasina: 3',5'-monofosfato de adenosina cíclico	Konijn y col. (1967), Bonner (1974)
TRACHEOPHYTA			
Pteridium spp. y otros helechos	Los futuros gametofitos femeninos segregan anteridógeno, que induce el desarrollo en los gametofitos próximos de anteridios (órganos masculinos)	Desconocida	Voeller (1971)
ASCHELMINTHES			
Brachionus spp. (rotífero)	Reconocimiento de las hembras por parte de los machos, seguido de apareamiento	No es una proteína, pero de todas formas no se conoce	Gilbert (1963)
ANNELIDA			
Lumbricus terrestris (lombriz de tierra)	Alarma y evasión; segregada en el mucus	Desconocida	Ressler y col. (1968)
MOLLUSCA			
Helisoma spp. y algunos otros gasterópodos acuáticos	Alarma auto-enterramiento o escape de agua	Polipéptidos tisulares; PM alrededor de 10 000	Snyder (1967)
ARTHROPODA			
Amphipoda *(Gammarus duebeni)*	Atractivo sexual femenino	Desconocida	Dahl y col. (1970)
Decapoda			
Portunus (cangrejo)	Atractivo sexual femenino	Desconocida	Ryan (1966)
Cancer, Pachygrapsus	Atractivo sexual femenino	Probablemente crustecdisona	Kittredge y col. (1971)
Cirripedia			
Balanus balanoides y *Elmimius modestus* (bellotas de mar)	Agregación y establecimiento de larvas, por contacto con la feromona en el sustrato	Proteína	Crisp y Meadows (1962)
Arachnida			
Lycosidae (tarántulas)	Atractivo sexual femenino	Desconocida	Kaston (1936)
Salticidae (arañas arlequín)	Atractivo sexual femenino	Desconocida	Crane (1949)

Tabla 10-1 *(continuación)*

Taxón	Actividad de la feromona	Naturaleza química de la feromona	Autoridad
Insecta	*Atractivos sexuales.* Los atractivos femeninos son comunes y muy ampliamente extendidos, habiéndose demostrado en los siguientes órdenes: Dictyoptera incluyendo a Isoptera, Lepidoptera, Coleoptera, Hymenoptera, Diptera. Los atractivos masculinos y los agentes «afrodisíacos» también son comunes y están muy extendidos, habiéndose reportado en Dictyoptera (sólo Blattaria), Hemiptera, Mecoptera, Neuroptera, Lepidoptera, Coleoptera, Diptera, Hymenoptera. Véanse las revisiones de Jacobson (1972), Butler (1967), Wilson (1968, 1970), Shorey (1970), así como las de Roelofs y Comeau (1971).		
	Sustancias de alarma, de pista, reconocimiento de olores, etc. Se producen en la mayoría de insectos sociales. Revisión de Wilson (1971a).		
CHORDATA			
Vertebrata	*Atractivos sexuales, tanto masculinos como femeninos.* Ampliamente extendidos en peces, anfibios, reptiles y mamíferos, a pesar de haber poca documentación en la mayoría de grupos. Véanse las revisiones de Bardach y Todd (1970), Burghardt (1970), Ralls (1971), Bronson (1971), así como de Eisenberg y Kleiman (1972). Estas feromonas se sabe en la actualidad que son comunes en los primates, incluyendo incluso a las hembras de rhesus (Rowell, 1971). Las grandes posibilidades de su presencia en seres humanos es discutida por Comfort (1971).		
	Olores de dominación y marcadores del área de actividad y territoriales. Son comunes en mamíferos (véase por ejemplo a Mykytowycz, 1964; Schultze-Westrum, 1965; Thiessen et al., 1968; Thiessen, 1973; Eisenberg y Kleiman, 1972). Se ha informado de olor individual implicado en la defensa territorial en peces (Todd, 1971).		

también se da en los intercambios entre especies estrechamente adaptadas entre sí, sobre todo entre simbiontes y depredadores y sus presas. El término *alomona* ha sido aplicado por W. L. Brown y Thomas Eisner (en Brown, 1968) para las señales químicas interespecíficas. Más tarde, Brown y col. (1970) oscureció un poco la nomenclatura recomendando una distinción entre alomonas, que son adaptativas para el emisor, y «cairomonas», que lo son para el receptor. Esta es una dificultad y, ocasionalmente, una elección imposible de poner en práctica, y la prudencia parece aconsejar el abandono de éste último término y seguir usando el de «alomona» en sentido lato.

Las señales químicas poseen muchas ventajas notables. Se transmiten a través de la oscuridad y rodean los obstáculos. Presentan, potencialmente, una gran eficacia energética. Menos de un microgramo de un compuesto moderadamente simple, puede producir una señal que dure horas o incluso días. Las feromonas son energéticamente baratas de biosintetizar, pudiendo diseminarse mediante operaciones tan simples como la apertura de un reservorio glandular o transtornando la superficie epidérmica de la glándula. Presentan el mayor potencial en la transmisión de cualquier tipo de señal usada por animales. Por una parte, las feromonas son transportadas por quimiorrecepción de contacto, o a distancias de milímetros o menos, lo que las hace ideales para la comunicación entre microorganismos. Por otra, y sin una alteración radical del diseño en la biosíntesis y la recepción, pueden generar espacios activos de hasta muchos kilómetros de longitud. La vida potencial de las señales químicas es muy grande, rivalizando con los sistemas animales sólo por los usos sematectónicos visuales presentes en la arquitectura del nido. Cuando se usan en postes o rastros olorosos, las feromonas también presentan una extraña capacidad para transmitir en el futuro. Incluso el animal que creó la señal tiene la oportunidad de volver y hacer uso de ella en última instancia.

Las desventajas más relevantes de la comunicación química son, la lentitud de la transmisión, y la desaparición gradual. Debido a que las feromonas deben difundirse o transportarse en una corriente, el animal no puede dirigir un mensaje con rapidez a través de largas distancias, ni tampoco desviarlo bruscamente de un mensaje a otro. Aunque las ratas sean capaces de distinguir los olores de los machos dominantes de los subordinados (Krames y col., 1969), no existen evidencias de feromonas que transmitan cambios rápidos de la agresividad y del status de la forma rutinaria en las comunicaciones auditiva y visual. Además, no hay informes de ningún caso de transferencia de información por modulación de frecuencia ni de amplitud de las emisiones químicas en ningún tipo de animal, aun cuando esta posibilidad haya empezado a ser considerada por los biólogos. Tal y como demostró Bossert (1968), la cantidad de información potencial que puede codificarse de esta forma, es sorprendentemente elevada. Bajo dos circunstancias especiales, cuando la transmisión se produce aún el aire quieto y a través de una distancia del orden de un centímetro o menos, o cuando se produce en un viento moderado y estable, la modulación no sólo es practicable, sino altamente eficaz. Bajo condiciones extremadamente favorables, un sistema perfectamente diseñado podría transmitir del orden de 10 000 bits de información por segundo, cifra asombrosamente elevada considerando que sólo está implicada una sustancia. Bajo circunstancias más realistas, digamos por ejemplo en un viento estable

de 400 cm por segundo según una distancia de 10 m, la tasa máxima potencial de transferencia de información aún es convenientemente elevada (sobre 100 bits por segundo), o lo bastante como para transferir el equivalente de 20 palabras inglesas por segundo a 5,5 bits por palabra. Para toda feromona liberada independientemente, puede añadirse la misma cantidad de capacidad a la de la vía. Apenas podemos esperar que cualquier animal consiga más de una mínima fracción de la capacidad teórica calculada por Bossert. Para ello haría falta la evolución de un lenguaje simbólico y sintético, algo que ninguna especie animal ha conseguido en cualquier otra modalidad sensorial. Pero es concebible que la modulación se haya añadido en algún lugar a la comunicación de las feromonas, en orden a incrementar la especificidad de la señal, al igual que muchos sistemas visuales y acústicos han adquirido modulación de señales en algunas especies animales. Dudar de esto en el sentido de que todavía no se hayan hallado ejemplos no basta, ya que los observadores humanos no son capaces de detectar los olores, especialmente bajo las circunstancias ambientales que Bossert demuestra que son óptimas para la evolución de la modulación olorosa.

Incluso así, hay abundantes evidencias de que los animales en general, no se han fiado de la modulación de señales químicas simples, sino que han recurrido a otros recursos únicos de que disponían, como la multiplicación de glándulas u otros lugares principales de biosíntesis para permitir la descarga independiente de feromonas con distintos significados. Los animales con un sentido del olfato más desarrollado, están cubiertos de tales fuentes de señales. El ciervo de cola negra *Odocoileus hemionus*, por ejemplo, produce feromonas por al menos siete puntos: heces, orina, glándulas tarsales, glándulas metatarsales, glándulas preorbitales, glándulas interdigitales y la «glándula» frontal. Al haberse analizado de forma independiente experimentalmente, se ha visto que las sustancias de cada fuente desempeñan una función distinta (Müller-Schwarze, 1971; véase la figura 10-6). Hay glándulas productoras de feromonas adicionales en otras clases de mamíferos: los flancos del cuerpo, la mandíbula inferior, el perineo, las bolsas marsupiales, etc. Los insectos sociales han llevado más lejos este método de enriquecimiento informacional. Las reinas y las obreras de los Hymenoptera sociales más avanzados son bacterias móviles de glándulas exocrinas (véase la figura 10-7).

El tamaño de las moléculas de las feromonas puede esperarse que se ajuste a ciertas reglas físicas (Wilson y Bossert, 1963). En general, deberían poseer un número de carbonos situado entre 5 y 20, y un peso molecular de 80 a 300. Los argumentos «a priori» que llevan a esta predicción son esencialmente los siguientes. Por debajo del límite inferior, sólo un relativamente pequeño número de tipos de moléculas puede fabricarse y almacenarse en el tejido glandular. Por encima de él, la diversidad molecular aumenta con gran rapidez. Al menos en algunos insectos, y para series homólogas de componentes, la eficacia olfativa también aumenta escalonadamente. A medida que se alcanza el límite superior, la diversidad molecular se hace

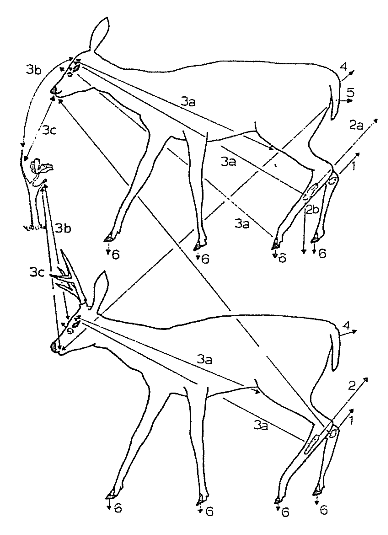
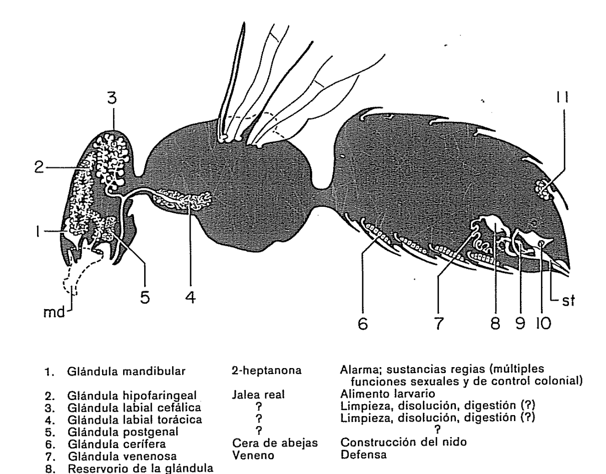


Figura 10-6
Fuentes y vías de transmisión de feromonas en el ciervo de cola negra. Los olores procedentes del órgano tarsal (1), *de la glándula metatarsal* (2a), *cola* (4) *y orina* (5), *se transmiten directamente a través del aire. Mientras que el animal reclina la glándula metatarsal, también toca el suelo* (2b). *Frota las patas traseras contra la parte frontal de la cabeza* (3a), *y ésta a su vez, contra las ramas secas* (3b), *que son olidas y lamidas* (3c). *Finalmente, las glándulas interdigitales* (6) *dejan el olor directamente sobre el suelo. (De Müller-Schwarze, 1971.)*

astronómica, por lo que un aumento de las propiedades de las moléculas no confiere ninguna ventaja extra desde este punto de vista. Puede mantenerse la misma consideración para los aumentos intrínsecos de la eficacia estimuladora, desde el preciso instante que se sepa que existen. Desde el punto de vista deudor, las grandes moléculas son energéticamente más caras de fabricar y de transportar, tendiendo a ser mucho menos volátiles. Sin embargo, las diferencias en el coeficiente de difusión debidas a variaciones razonables en el peso molecular, no provocan cambios excesivos en las propiedades del espacio activo, al revés de lo que podría esperarse. Wilson y Bossert predijeron además que las características moleculares de las feromonas sexuales, que generalmente requieren un más alto grado de especificidad, así como de eficacia estimulante, se mostrarían mayores que las de la sustancial parte de otros tipos de feromonas, incluyendo, por ejemplo, a las sustancias de



1. Glándula mandibular	2-heptanona	Alarma; sustancias regias (múltiples funciones sexuales y de control colonial)
2. Glándula hipofaringeal	Jalea real	Alimento larvario
3. Glándula labial cefálica	?	Limpieza, disolución, digestión (?)
4. Glándula labial torácica	?	Limpieza, disolución, digestión (?)
5. Glándula postgenal	?	?
6. Glándula cerífera	Cera de abejas	Construcción del nido
7. Glándula venenosa	Veneno	Defensa
8. Reservorio de la glándula venenosa	Veneno	Defensa
9. Glándula de Dufour	?	?
10. Glándula de Koschevnikov	?	En la reina, atracción de obreras
11. Glándula de Nasanov	Geraniol, citral y ácido nerólico	Asamblea, orientación al enjambre

Figura 10-7
Las numerosas glándulas exocrinas de la abeja melífera dedicadas a la organización social. Este insecto constituye un ejemplo de especie que ha aumentado su «vocabulario» químico mediante la implicación de glándulas adicionales en la producción de feromonas. En el diagrama no se indica un lugar en la base del aguijón de la obrera (st) *que produce acetato de isoamilo, una sustancia de alarma. El contorno de la mandíbula* (md) *también se indica mediante una línea discontinua.*

alarma. La regla empírica observada por los insectos, es que la mayoría de atractivos sexuales presentan unos pesos moleculares comprendidos entre 200 y 300, mientras que la parte de sustancias de alarma los tienen oscilando entre 100 y 200. Algunas de las evidencias para estas últimas aseveraciones, conjuntamente con la discusión de las excepciones, han sido revisadas por Wilson (1968b).

Al tocar el tema de las feromonas transmitidas por el agua, sin embargo, se da una situación muy distinta. Las reglas concernientes a la diversidad de especies moleculares son, por supuesto, las mismas; pero las tasas a que sustancias dadas pasan al medio en películas o gotas, así como los coeficientes de difusión, se ven drásticamente alteradas. ¿Qué tipo de moléculas podrían esperarse en las feromonas acuáticas? Sólo en los últimos años se han producido las suficientes caracterizaciones químicas como para permitir tal generalización. A medida que nos introducimos en el campo de las características moleculares, las sustancias se dividen en dos categorías distintas. Una es ejemplificada por las feromonas sexuales de los hongos y *Lebistes,* conjuntamente con la acrasina, el atractivo agregador de los mohos del limo. Estas sustancias son comparables, en cuanto a tamaño, a los atractivos sexuales aéreos de los animales terrestres. Los coeficientes de difusión de la mayor parte de sustancias solubles en el agua, en el aspecto de este tipo de pesos moleculares, es del orden de 10^{-5} en el agua, y entre 10^{-1} y 10^{-2} en el aire. Una disminución de mil veces o más en la difusividad, establece grandes diferencias en las propiedades del espacio activo. Al menos en el caso de la liberación discontinua de feromonas, el radio máximo del espacio es el mismo en el aire que en el agua. Pero el tiempo requerido para alcanzar este radio máximo y el intervalo que media entre liberación de la feromona y desaparición del espacio activo (que es el tiempo de desvanecimiento), son aproximadamente de 10 000 veces más en el agua que en el aire. ¿Cómo pueden entonces usar moléculas de este tamaño los organismos acuáticos y marinos? Una pregunta mejor es: ¿Cómo pueden los organismos transmitir feromonas a través del agua? De hecho, existen dos formas en que la misma sustancia puede emplearse con la misma eficacia tanto en el agua como en el aire: 1) la tasa Q/K (proporción entre moléculas emitidas y la mínima densidad de moléculas que causa la respuesta) puede ajustarse apropiadamente, y 2) la feromona puede esparcirse con mayor rapidez situándose en corrientes naturales o creando corrientes artificiales.

Extendiendo la teoría de la difusión de Bossert y Wilson (1963), he examinado las posibilidades de ajuste de las tasas Q/K en sistemas acuáticos, con los siguientes resultados. En orden a que la misma sustancia genere aproximadamente los mismos intervalos en cuanto a radio máximo y desvanecimiento, tanto en el agua como en el aire, sería preciso que la tasa Q/K fuera alrededor de un millón de veces superior en el agua. En otras palabras, las especies de agua dulce o marina (en el modelo de un solo hinchamiento, donde todas las moléculas se liberan de golpe) tendrían que incrementar la cantidad de feromona disuelta un millón de veces, o rebajar su respuesta umbral a una millonésima, o conseguir alguna alteración combinada equivalente de los dos parámetros en orden a alcanzar los mismos tiempos de señal que una especie terrestre utilizando la misma feromona en el aire (Wilson, 1970). Este ajuste, incidentalmente, daría como resultado un *aumento* de cien veces en el radio máximo del espacio activo.

Un incremento tan grande de Q/K no es tan difícil de conseguir como a primera vista pudiera parecer. El parámetro más prometedor es la tasa de emisión, Q. Cuando una feromona se emite en forma de película, nebulización o gota en el aire, la tasa de emisión es, en gran medida, función de la presión de vapor. Dentro de las series más homólogas, la presión de vapor decae escalonadamente a medida que el peso molecular aumenta. En la serie de los alcanos, por ejemplo, la tasa de emisión medida en moléculas por segundo a partir de un área o superficie fijas, declina algo menos de un orden de magnitud con

cada grupo CH_2 añadido. Las proteínas y otras macromoléculas presentan, a propósitos prácticos, una presión de vapor nula y no pueden transmitirse por el aire a no ser que sean absorbidas en burbujas o partículas de polvo, o absorbidas en gotas de vapor. Pero esto no se cumple en el transporte por agua. La solubilidad de las grandes moléculas polares es moderadamente alta y puede proporcionar concebiblemente el necesario incremento de Q en el agua, en contraposición con el aire.

De hecho, las proteínas constituyen una buena parte de las feromonas capaces de ser transportadas por el agua. En el caso de las feromonas de los protistos y de las sustancias de agregación de los percebes, su transporte no origina problemas ya que la comunicación se ejecuta por quimiorrecepción de contacto o transmisión a lo largo de distancias cortas. En el caso de las sustancias de alarma de los caracoles, las especies evidentemente han hecho uso del hecho de que los individuos dañados liberan grandes cantidades de sus proteínas tisulares y hemáticas en el agua turbulenta, por supuesto de forma involuntaria. La capacidad de difusión de las proteínas liberadas es limitada, pero aún puede generar un gran espacio activo. Los coeficientes de difusión de las proteínas en el agua a 20° va de $0{,}34 \times 10^{-7}$, hasta $1{,}6 \times 10^{-8}$. La larga duración de la señal debería estar de acuerdo con el comportamiento de los caracoles que responden, quienes se entierran a sí mismos o abandonan el agua conjuntamente.

Aunque la tasa de transmisión según una distancia fija puede incrementarse aumentando Q/K, semejante ajuste también prolongaría el tiempo de desvanecimiento. Consecuentemente, en los casos en que se requiere un tiempo de desvanecimiento prudencialmente corto, podemos esperar encontrar artificios adicionales, tales como una estructura molecular inestable o una desactivación enzimática, que anulen las señales. Estos artificios deberían estar más prominentemente desarrollados en sistemas transportados por agua, que en los acarreados por el aire de función similar.

La discusión precedente bastaría para apuntar algunos de los aspectos del análisis que podrían acometerse para enriquecer este tema poco explorado en la ecología del comportamiento y en la sociobiología de los organismos de agua dulce y salada. Para la mayor parte de las feromonas y alomonas de tales organismos, son los principales, o incluso los exclusivos medios de comunicación. Uno de los efectos potenciales más siniestros de la polución química es la interferencia con estos sistemas biológicos.

Comunicación auditiva

Al igual que las feromonas, las señales sonoras rodean los obstáculos y pueden esparcirse día y noche en cualquier condición atmosférica. Tienen una eficacia energética intermedia entre las feromonas, que requieren un pequeño esfuerzo para transmitirse, y las ostentaciones visuales, muchas de las cuales precisan de movimientos extensivos de todo el cuerpo. Los sonidos tienen un considerable alcance potencial, excediendo la capacidad de las feromonas y tienen actividad según una amplia categoría de condiciones reales. Fraser Darling (1938) notó que los cantos de las gaviotas y otras aves marinas coloniales son escuchados por otras aves de las colonias de crianza, a distancias superiores a los 200 metros. Éste también es el alcance de muchas otras especies de aves canoras y de insectos que viven en diversos hábitats. Bajo las mejores condiciones, los vertebrados más vocales pueden oírse a distancias muy superiores. Los ronquidos de los colobos machos y de monos aulladores pueden oírse a más de un kilómetro, por un observador humano. Entre los pájaros, los campeones incluso a nivel de animales terrestres en conjunto, son los lagópodos de Escocia (Tretaonidae), que se reproducen colonialmente. Los cantos retumbantes de los machos pueden oírse a más de un kilómetro en campo abierto en los territorios de ostentación; y unas pocas especies, como el gallo lira *Lyrurus tetrix* de Europa y el gallo de la pradera, de mayor tamaño, *Tympanuchus cupido*, del norte de América, pueden escucharse a 3 ó 5 kilómetros. Las ostentaciones visuales de las mismas especies, en contraste, pueden observarse a distancias no superiores a un kilómetro, y a menudo mucho menos (Hjorth, 1970).

Esto no quiere decir que los animales evolucionen así para hacerse oír a distancias lo mayores posible. Por el contrario, el volumen y frecuencia de las llamadas de los animales parecen diseñados para llegar justamente a aquellos individuos que son de interés y no a los otros. La difusión más allá de los mismos significaría proporcionar una información innecesaria y peligrosa a los depredadores, acerca de la ubicación del animal. En ciertos casos, por supuesto, el enviar señales tan lejos como sea posible significa una ventaja para el animal. Los machos que hacen sus ostentaciones en los puntos comunales, las crías perdidas y desconsoladas, y los animales sociales que emiten sus señales de alarma mientras vuelan escapando de un depredador, precisan de un volumen y de una distancia de transmisión máximos. Las llamadas de acosamiento de las aves proporcionan un ejemplo excelente. Parecen estar diseñados para recorrer grandes distancias y permitir una fácil localización de las aves depredadoras que la muchedumbre está atacando. En contraste, las madres que llaman a los jóvenes a su lado, los miembros del grupo que mantienen contacto en la espesura de la vegetación, y las parejas que ejecutan ceremonias de cambio de nido, utilizan señales más modestas y privadas que apenas llegan a los oídos de los receptores. Moynihan (1969) ha usado este principio para explicar la diferencia de tono en las llamadas de varias especies de monos del Viejo Mundo. Los campeones de distancia entre estos animales, los monos aulladores *(Alouatta)*, usan sonidos de tono bajo para mantener alejados a los grupos rivales bajo las densas bóvedas del bosque lluvioso. Otras especies, incluyendo a tamarinos y monos nocturnos, emiten llamadas de tono agudo, que disipan la energía en el aire con mayor rapidez que los sonidos bajos, y por tanto, mueren en un tiempo inferior. Estas llamadas de alta frecuencia también se ven restringidas por su mayor tendencia a difundirse cuando inciden en las numerosas

hojas y ramas que rodean al animal que emite la señal. Las llamadas son usadas en diversas circunstancias, incluyendo los contactos de baja categoría entre tropas vecinas. Moynihan ha argüido con razón que el tono más elevado de las señales no es un resultado automático del menor tamaño de los monos, sino que es un rasgo especialmente evolucionado que mejora el aislamiento, y por tanto lo aligera de la depredación más intensa que sufren generalmente los animales pequeños.

Con mucho, el rasgo más favorable de diseño en cuanto a comunicación vocal, el que seguramente condujo a su adopción en la evolución de la lingüística humana, es la flexibilidad. Las feromonas deben ser desplegadas entre múltiples reservorios glandulares para aumentar la tasa de transferencia de información hasta un grado apreciable, pero todo lo que requieren las señales sonoras es su generación a partir de un solo órgano. Simples ajustes mecánicos de los órganos permiten variar el volumen, el tono, la estructura armónica y la secuencia de las notas que en combinación crean una amplia gama de señales distinguibles. La rapidez en la transmisión de los sonidos y la velocidad elevada con que se apagan proporcionan las bases de una elevada tasa de transferencia de información.

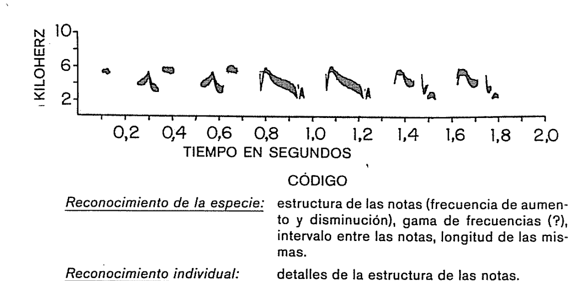
El canto de los pájaros representa uno de los pináculos de la comunicación auditiva. Ha sido sometido a todos los análisis, desde el neurofisiológico hasta el evolutivo, por parte de una numerosa pléyade de investigadores capacitados (especialmente Thorpe, 1961, 1972b; Konishi, 1965; Hinde, ed., 1969; y el capítulo 7 de este libro). Ha emergido una dicotomía básica entre notas de llamada y cantos. Las primeras son, con mucho, las más simples en cuanto a estructura, estando compuestas por uno o pocos estallidos de sonido. Sus funciones se cuentan entre las más directas y elementales del repertorio de las especies: alarma, asalto, aflicción, mantenimiento del contacto, intención de volar y otras parecidas. También presentan un eficaz diseño. Las llamadas de aflicción y de asalto, por ejemplo, consisten típicamente en notas intensas y cortas que cubren una amplia gama de frecuencias (véase el capítulo 3). Cada uno de estos rasgos favorece la localización desde moderadas hasta largas distancias. Los trinos de pavor y las llamadas de advertencia, en contraste, son más prolongados y cubren menores frecuencias, propiedades que causan su audición pero con dificultades de localización (Marler, 1957). Las notas de llamada son emitidas por la mayoría a todos los miembros de las especies durante la mayor parte del año, si no todo. Los cantos de las aves, en contraste, son emitidos más comúnmente por los machos durante la estación de apareamiento. De forma típica, son elaborados de estructura, de duración prolongada y emitidos en el ambiente con simplicidad sin ningún propósito evidente inmediato. Las funciones existen, sin embargo, y en su gran mayoría pueden ser caracterizadas mediante una sola palabra: identificación. Los machos utilizan su canto para anunciar que pertenecen a una determinada especie, que han alcanzado la madurez y se hallan en un territorio, y que están dispuestos, hasta un grado mensurable, a asumir la defensa territorial y el cortejo. Un segundo macho perteneciente a la misma especie reconoce que el cantor defenderá su territorio y, mediante las ancestrales reglas del comportamiento instintivo, que ganará con toda probabilidad. La hembra de la misma especie, por otra parte, es informada de que será cortejada si se aventura lo bastante cerca.

¿Por qué son tan complejos los cantos de los pájaros? Desde hace tiempo se ha reconocido que la vocalización de los machos es un mecanismo importante de aislamiento antes de aparearse. Esto significa que hay una colaboración con otros tipos de diferencias basadas en la genética que evitan que las especies se reproduzcan entre sí. De hecho, tal y como dijo Thorpe, «es virtualmente imposible pensar en dos especies de aves próximas que, poseyendo un canto completo, no sean específicamente distinguibles». Los observadores de las aves saben que muchos complejos de especies muy similares, como los cazamoscas del género *Empidonax* del norte de América, son identificados de la mejor manera en el campo a partir de los cantos, con las mismas indicaciones que las aves usan durante la época de celo. De acuerdo con la teoría corriente de la especiación, la mayoría de todas las especies de aves inician el proceso de multiplicación cuando una sola especie ancestral se divide en dos o más poblaciones geográficamente aisladas. El obstáculo que provoca la fragmentación puede ser cualquier rasgo insuperable del medio ambiente, como un valle seco que separe bosques montañosos, una cadena montañosa entre valles secos, un brazo de mar que divida a dos islas, etc. A medida que estas dos poblaciones evolucionan de forma subsecuente, divergen inevitablemente entre sí en muchos rasgos determinados de forma genética, lo que representa las múltiples diferencias ambientales de donde se hallan. Con el tiempo suficiente, las poblaciones se hacen tan distintas que la hibridación se convierte en difícil cuando una barrera geográfica se elimina. Si son lo bastante diferentes, pueden segregarse por completo en hábitats predilectos separados, o reproducirse en distintas épocas, o simplemente no responder a las ostentaciones de cortejo de una a otra. Las diferencias genéticamente determinadas, las cuales bloquean los intentos de apareamiento entre especies recién formadas, son los mecanismos de aislamiento antes del mismo. Supongamos que las poblaciones vueltas a unir antes de que las barreras antes del apareamiento se hagan perfectas, debido a lo cual se produzcan hibridaciones sustanciales. Los híbridos de poblaciones muy divergentes desde un punto de vista genético, sobre todo aquellos de la generación F_2 y sucesivas, tienden a ser estériles o inviables. En consecuencia, hay una compensación selectiva para los genotipos que son tan distintos de las especies opuestas, que el apareamiento interespecífico se elude y los gametos no se desperdician en la producción de híbridos. El resultado teórico esperado, que puede tener lugar en un tiempo tan reducido como diez generaciones de interacción intensa, es el desplazamiento del carácter, que en este caso es el reforzamiento de los mecanismos de aislamiento antes del apareamiento. Debe esperarse que entre las especies de aves de nueva formación, el canto del macho se vea frecuentemente implicado en el desplaza-

miento; y entre especies relacionadas que ocupan la misma zona de distribución geográfica, el canto evolucionará hasta situarse entre los rasgos más claramente distinguibles.

Una correlación de la teoría es que, cuanto mayor sea el número de especies que ocupen un área dada, más elaborados, y por tanto más distintivos, serán los cantos de los machos y otras ostentaciones de cortejo. Aunque la evidencia para este fenómeno predicho sea parcial y equívoca (Thielcke, 1969; Grant, 1972), está de acuerdo con la teoría y en ciertos casos, es intensamente sugestiva. Lo más notable es que, especies insulares nativas donde estaban en contacto con pocas o con especies no relacionadas en absoluto, tendían a tener, o cantos variables, que se solapaban con los de especies similares del continente, o cantos de estructura más simple. El herrerillo común *(Parus caeruleus)*, endémico en Tenerife y único miembro de su género en la isla, usa una extraordinaria gama de cantos, algunos peculiares y otros parecidos a los de diversas especies de *Parus* que se hallan en el continente europeo. Un repertorio similarmente variable es el empleado por el mosquitero común de las islas Canarias *Phylloscopus collybita*. Pero los pinzones endémicos de las islas, *Fringilla teydea* y *F. coelebs tintillon*, presentan cantos más simples que sus duplicados europeos (Marler, 1960). Existen evidencias más detalladas y persuasivas del desplazamiento en las llamadas de cortejo de ciertas ranas (Littlejohn y Loftus-Hills, 1968), pero los datos son demasiado tenues como para permitir una aplicación de la teoría a especies animales en general.

La especiación no es la única fuerza que inyecta complejidad en el canto de las aves. De alguna forma, éstas reconocen la intensidad y la forma y, al menos unas pocas especies, la identidad individual del cantor. Estas funciones requieren la adición de propiedades especiales en el canto. En 1960, Peter Marler especuló que tales componentes de información están codificadas en distintas partes del canto, quizás en segmentos separados de las notas individuales en sí mismas. Cierta o falsa, esta hipótesis es al menos heurística, pues sugiere que buena parte del análisis del canto de las aves es realmente un problema de descomponer este canto y de descodificar su información de acuerdo con las categorías funcionales. Alguna documentación relativa a la idea la ha presentado S. T. Emlen, acerca del azulejo *Passerina cyanea*. Observando las respuestas de los machos hacia cantos grabados de especies similares, así como de cantos de azulejos experimentalmente modificados en los registros, Emlen fue capaz de estimar el papel de las componentes principales de la estructura, secuencia y cronometraje (véase la figura 10-8). Su hallazgo más importante fue que las diversas categorías principales de identificación están realmente divididas en rasgos separados de los cantos. Las componentes de reconocimiento de las especies son aquellas que generalmente son constantes dentro de las poblaciones, las componentes de reconocimiento individual varían de uno a otro macho en cuanto a canto y las indicaciones motivacionales residen en las componentes que varían marcadamente dentro de los repertorios de las aves individuales. La mayor



CÓDIGO

Reconocimiento de la especie:	estructura de las notas (frecuencia de aumento y disminución), gama de frecuencias (?), intervalo entre las notas, longitud de las mismas.
Reconocimiento individual:	detalles de la estructura de las notas.
Señal motivadora:	longitud del canto, ritmo del mismo.

Figura 10-8
Contenido informativo del canto del pontífice índigo macho. La figura muestra el espectrograma sónico de un canto típico. Los componentes que se han deducido pero no está demostrado que tengan una función establecida, se indican con un interrogante. (Basado en Emlen, 1972.)

parte de los segmentos contribuyen en alguna forma a dar más información, en algunos casos de forma redundante con los otros. Sin embargo, al menos uno de los rasgos más conspicuos, la secuencia de notas, aparentemente no proporciona mensajes a otros azulejos machos.

Las especies de aves oscilan en gran medida en cuanto a forma de desarrollo de sus cantos. En algunas de ellas, el canto de los machos se transmite de una generación a otra de forma totalmente hereditaria, sin necesidad de aprendizaje. Los miembros de otras especies, incluyendo al pinzón vulgar, deben oír el canto de otros individuos de la misma especie para poder desarrollar una parte o la totalidad del canto normal. El proceso de aprendizaje tiene el efecto de permitir a los machos territoriales el imitarse entre sí, mecanismo que conduce a la formación de dialectos regionales locales. La familiaridad con los vecinos desemboca en el costoso fenómeno de la enemistad (véase el capítulo 8) y en una reducción de innecesarias contiendas. También puede acelerar la especiación congelando cualquier variación alrededor de ciertas formas genéticas que corresponden a especies genéticamente semiaisladas. Y finalmente, se ha demostrado que las parejas de algunas especies desarrollan dúos que estrechan sus lazos y mejoran su contacto vocal.

El canto de los grillos, cigarras y otros insectos, es mucho más simple que el de las aves. Los insectos no pueden percibir los tonos ni establecer por tanto distinciones entre los mismos. Los rasgos de identificación se dan principalmente añadiendo modificaciones en intensidad de sonidos y la rapidez con que son producidos. Ejemplos de los tres cantos que pueden ser distinguidos por los insectos son: «Cheee CHEEEcheeeCHEEE . . . ,» «Cheee CHEEE cheee CHEEE . . . ,» y «Cheee cheee cheee cheee.» Este es el motivo por el que los sonidos de los insectos parecen

tan poco melódicos y monótonos al oído humano. Incluso (tal como puede verse en la figura 10-9) un buen número de mensajes pueden ser generados sin beneficio para el tono y la armonía.

Comunicación por ondas superficiales

Los zapateros (familia Gerridae) son insectos de largas patas que viven en la capa superficial de las zonas de agua tranquila. A pesar de su moderado tamaño, se aguantan por tensión superficial. Se sabe desde hace ya tiempo que los zapateros son sensibles a las ondas acuosas, las cuales son detectadas mediante propiorreceptores situados en las patas. Se lanzan hacia adelante y apresan insectos que caen en el agua, pero huyen de otras perturbaciones más intensas del tipo causado por peces y otros enemigos potenciales vertebrados. Recientemente, Wilcox (1972) descubrió que al menos una especie, un *Rhagadotarsus* que vive en el nordeste de Australia, desarrolla la mayor parte de su cortejo por medio de la propagación de ondas superficiales programadas. Las señales que van de uno a otro sexo en diversos estadios del cortejo difieren en cuanto a frecuencia y paso de las ondas. La secuencia empieza cuando un macho se aferra a un objeto flotante o fijo de la superficie del agua y vibra de una forma que emite ondas con una tasa de 17-29 por segundo. Las hembras próximas responden moviéndose hacia la fuente. Cuando una se aproxima a una distancia de 5-10 cm del macho, desarrolla una «llamada de cortejo» que desemboca en señales de cortejo puro. A 2-3 cm, la hembra responde con señales de cortejo de sí misma, seguidas por series de señales táctiles que conducen, finalmente, a la cópula. Durante e inmediatamente después del apareamiento, el macho todavía establece otro tipo de ondas de cortejo. Durante el breve intervalo que sigue a la cópula, la hembra excava un orificio en el objeto al que ella y el macho han estado ligados, depositando sus huevos. Cuando ella se va, el macho inicia una nueva ronda de llamadas.

Un sistema básicamente similar de comunicación es el usado por unas pocas clases de arañas, con la ayuda de sus telas. Las hembras de algunas especies de arañas que tejen telas pertenecientes al género *Theridion,* alimentan a sus crías merced a la regurgitación, permitiéndoles compartir las presas. Norgaard (1956) ha descrito dos formas especializadas de comunicación a través de la tela de araña entre la madre de la *T. saxatile* europea y su descendencia. Los jóvenes permanecen en la tela de la madre hasta alrededor de un mes después de nacer, alimentándose simultáneamente de las presas capturadas, que en un 90 % se trata de hormigas. Cuando son todavía demasiado jóvenes, permanecen localizadas en el centro de la tela enmarañada, dejando para la madre la misión de matar todas las presas que caen en ella. Cuando se aventuran demasiado cerca de una hormiga en plenos esfuerzos, la hembra se vuelve hacia ellos y golpea sus patas delanteras contra las fibras de la tela, al igual que un músico ataca las cuerdas de su instrumento. Los jóvenes responden a esto batiéndose en retirada. A medida que los jóvenes crecen, se hacen más capaces de participar en la captura, con lo que la madre, en lugar de alejarlos, los convoca con unos movimientos distintos y escobados de las patas delanteras.

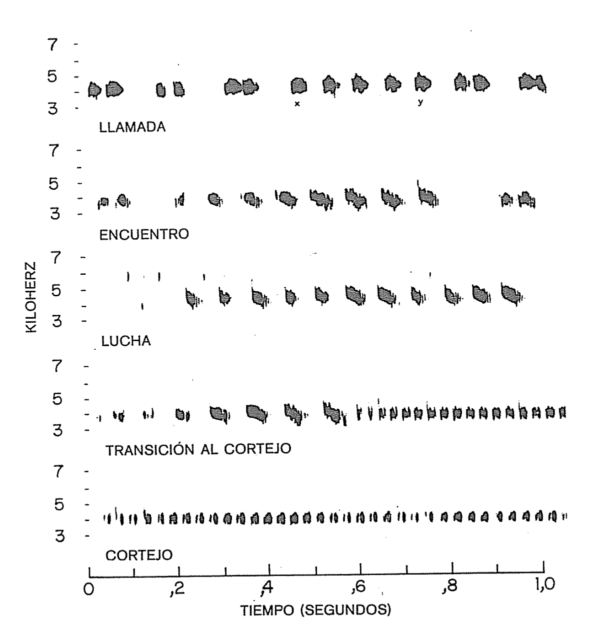


Figura 10-9
Repertorio acústico del grillo Teleogryllus commodus. *Ya que los insectos no perciben los tonos, las señales se diferencian en base al volumen y ritmo de emisión. (Tomado de Alexander, 1962.)*

Comunicación táctil

La comunicación por contacto se encuentra desarrollada de forma máxima allí donde justamente esperaríamos hallarla, es decir, en aquellas secuencias íntimas de agregación, conciliación, cortejo y relaciones entre padres y descendencia que implican un contacto corporal más intenso. Para las especies que se agregan fuertemente, como los coleópteros invernantes y los grupos de peces en movimiento (véase el capítulo 3), el contacto corporal es tanto el acierto evidente y la señal que determinan el comportamiento de búsqueda. Pero en algunos casos, precipita otros cambios fisiológicos y de comportamiento que lleva a los animales hacia otras formas de existencia. Los estímulos táctiles en los áfidos es el rasgo dominante que trans-

forma a estos insectos en formas aladas, a partir de otras que no lo son. Las aladas se reproducen sexualmente y se dispersan con mucha facilidad, aliviando así la presión de población en la colonia original mediante el hallazgo de otras colonias en distintas plantas que las alberguen (Lees, 1966). Las ninfas de la langosta criadas en grupo, aprenden a distinguir a sus compañeros de los objetos oscuros del mismo tamaño, saludándolas con las respuestas sociales típicas de la especie, es decir, moviendo sus patas traseras, haciendo girar las antenas e inspeccionando los cuerpos de las otras langostas con sus palpos y antenas. Peggy Ellis (1959) simuló el proceso de socialización criando ninfas en aislamiento, pero en constante contacto con unos cables finos y en movimiento constante, las langostas alcanzaron un nivel de respuesta normal sólo con esta forma de estimulación táctil. Los mismos profundos efectos se producen en los vertebrados. Los experimentos de N. T. Adler y sus asociados (Adler, 1969; Adler y col., 1970) revelaron que las múltiples intromisiones de las ratas macho, que ordinariamente preceden a la eyaculación, inducen dos cambios fisiológicos adaptativos en la hembra. El primero es que, presumiblemente, los estímulos táctiles aumentan la tasa de transporte del esperma hacia el útero. El segundo es que, a través de un reflejo neuroendocrino que aún no está del todo dilucidado, los estímulos hacen aumentar la cantidad de progesterona y 20α-OH-pregn-4-ene-3-uno en sangre, incrementándose por tanto el porcentaje de implantaciones con éxito de los óvulos fertilizados en la pared uterina.

Comunicación visual

La direccionalidad es el rasgo supremo en los sistemas de comunicación visual. Las imágenes visuales son instantáneamente precisadas en el espacio: la abeja melífera, un insecto típico de grandes ojos, es capaz de distinguir dos puntos bajo un ángulo de aproximadamente 1°, mientras que el ojo humano, que es de constitución típica de los mamíferos, tiene un ángulo de resolución de 0,01°. Las señales lumínicas van de una a otra de las dos estrategias opuestas relativas a duración de la señal. En uno de los extremos, los modelos de coloración y sombreado pueden aumentarse de forma más o menos permanente en la superficie, o añadirse temporalmente mediante una deposición especial de pigmento, expansión y contracción de los cromatóforos, etc., proporcionando señales de larga duración con un coste energético mínimo. Además, cuando es posible la visión, las señales ópticas son superiores en la identificación de especies individuales, así como del status de los individuos dentro de sistemas de dominación. En el extremo opuesto, las señales visuales pueden diseñarse de tal forma que proporcionen unas rápidas desapariciones graduales y vuelcos. Consecuentemente, están de costumbre emparejadas en la evolución con las señales acústicas para transmitir los sistemas de cortejo más rápidamente fluctuantes, así como los encuentros agresivos.

Pero los rasgos distintivos de las señales luminosas son sólo ventajosos bajo condiciones limitadas. En ausencia de luz, la comunicación visual fracasa a no ser que los animales puedan generar sus propias señales mediante bioluminiscencia. La comunicación visual además, funciona tan solo cuando las señales se dirigen hacia receptores fóticos. En orden a comunicarse con alguna precisión, dos animales deben no sólo ejecutar las acciones apropiadas, sino orientarse a sí mismos de forma correcta para cada transmisión. Esto probablemente explique el hecho de que a pesar de que existan muchas especies animales cuyos sistemas sean químicos en su totalidad, y de que muchas otras presenten sistemas casi exclusivamente auditivos, hay muy pocas, en caso de existir alguna, que dependen de un grado comparable de visión.

Comunicación eléctrica

Los tiburones y las rayas, los barbos, las anguilas comunes (Anguillidae), y los peces eléctricos (Gymnotidae, Mormyridae, Gymnarchidae) son capaces de sentir y orientarse mediante débiles gradientes de voltaje de baja frecuencia (Kalmijn, 1971; Bullock, 1973). La electrorrecepción es muy utilizada como mecanismo de búsqueda de presas. Mediante campos eléctricos débiles y estables que emanan de los pleuronéctidos, los tiburones son capaces de localizar estas presas incluso cuando se hallan enterradas en la arena. Además, los peces eléctricos generan sus propios campos mediante órganos eléctricos consistentes en tejidos musculares altamente modificados. Cuando presas u otros objetos en el agua perturban el campo, su presencia es delatada al pez incluso cuando faltan todos los demás rasgos sensoriales (Lissmann, 1958). A la vista de este grado de sofisticación, quizás no sea sorprendente ver que, al menos en algunos de los peces eléctricos, existe una utilización de sus campos para comunicarse entre sí (Möhres, 1957; Valone, 1970; Black-Cleworth, 1970). Este último autor demostró que los individuos de *Gymnotus carapo* reconocen y tienden a evitar los impulsos normales de localización eléctrica procedentes de los miembros de su propia especie. Los ataques son precedidos y acompañados de aumentos súbitos en las frecuencias de descarga, algo similar a la aceleración de los impulsos desencadenados cuando una presa es localizada. El pez que ataca interrumpe sus descargas también de forma súbita por períodos menores de 1,5 segundos. Tanto el espectacular aumento de la frecuencia de descarga como de la interrupción de la misma, tienen como consecuencia la retirada de los animales receptores. Ambos comportamientos pueden ser interpretados sin embargo, como señales de amenaza.

No sabemos si la electrocomunicación se da en animales que no sean los peces eléctricos debido a que el fenómeno sólo pueda revelarse mediante técnicas especiales. Las ventajas de este canal sensorial son considerables. Al igual que el sonido, los campos eléctricos pueden ser detectados en la oscuridad, siendo capaces de rodear los obstáculos ordinarios. También son altamente direccionales, y, al mismo tiempo que está demostrado que son utilizados por un número relativamente reducido de especies, proporcionan un grado elevado de aislamiento.

Al mismo tiempo, pueden usarse sólo en aguas relativamente tranquilas y a cortas distancias.

COMPETICIÓN EVOLUTIVA ENTRE CANALES SENSORIALES

Si la teoría de la selección natural es realmente correcta, una especie en evolución puede metaforizarse como un ingeniero de comunicaciones que intentara montar un mecanismo de transmisión tan perfecto como lo permitieran los materiales que pudiera tener a mano. Microorganismos, esponjas, hongos y metazoos inferiores no están sino sumergidos en respuestas táctiles y de quimiorrecepción. Los sistemas visuales y auditivos necesitan organismos receptores pluricelulares y, en el caso de las señales auditivas, también elementos sonoros especiales. Los sistemas de ondas eléctricas y de superficie dependen de rasgos señalizadores y receptores pluricelulares. En general, cuanto más primitivos son un organismo y su cuerpo, en mayor medida depende de la comunicación química.

Los efectos del constreñimiento filogenético en la selección de los canales sensoriales son notorios en menor medida en los invertebrados superiores y los vertebrados. Por ejemplo, consideremos el motivo por el que las mariposas están coloreadas y son silenciosas. Parecen brillantes y animadas a nuestros ojos, en gran parte debido a que somos vertebrados muy dependientes de la visión, y las mariposas han tendido a desarrollar la secreción de sustancias venenosas y desagradables para repeler a los depredadores vertebrados, evolucionando simultáneamente audaces coloraciones que advierten de su condición de incomestibles (Brower, 1969). También han desarrollado formas ultravioletas distintivas de alas y cuerpo, visibles para otras mariposas pero no para los vertebrados, que sirven como medio para buena parte de su comunicación privada (Silberglied y Taylor, 1973). ¿Por qué no han desarrollado también elaboradas señales acústicas al igual que las aves? Las mariposas y las aves viven en los mismos ambientes, vuelan aproximadamente a las mismas alturas y se comunican a través de distancias comparables. La respuesta parece ser que los cuerpos de las mariposas adultas, a diferencia de los

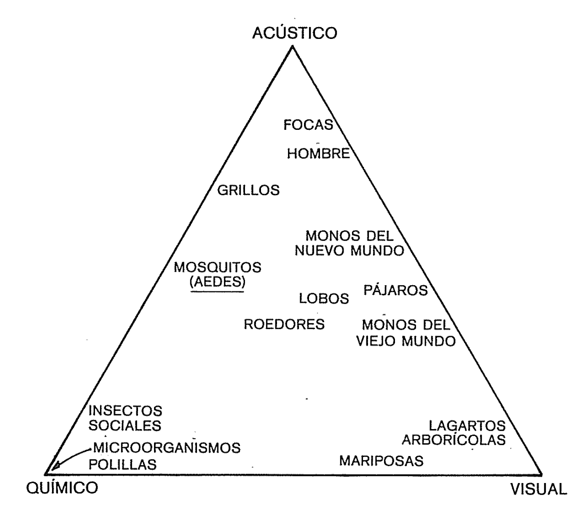
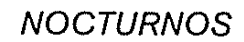


Figura 10-10
Importancia relativa de los canales sensoriales en grupos seleccionados de organismos. La proximidad del grupo a cada vértice indica, según criterios totalmente subjetivos e intuitivos, el uso proporcionado del canal en el repertorio de señales de la especie. Los canales táctil, de ondas superficiales y eléctrico no vienen incluidos.



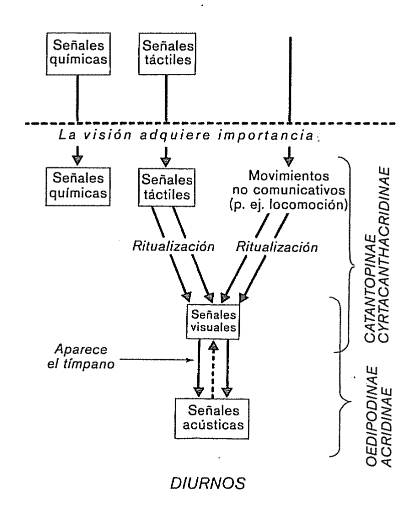


Figura 10-11
La evolución de la comunicación en las langostas. Se considera que las formas ancestrales eran nocturnas y emitían feromonas y señales táctiles. Los Catantopinas y Cyrtacanthacridinae más primitivos utilizan una mezcla más o menos uniforme de señales químicas, táctiles y visuales. Los Oedipodinae y Acridinae han añadido señales acústicas y suelen utilizarlas con más frecuencia que las visuales; al mismo tiempo las feromonas y las señales táctiles han perdido importancia. (De Otte, 1970.)

pájaros, son demasiado pequeños y de estructura excesivamente delicada como para permitir el desarrollo de mecanismos productores de sonidos lo bastante intensos como para ser transmitidos con efectividad a través de largas distancias.

Dentro de sus personales constreñimientos filogenéticos, las especies han escogido y moldeado canales sensoriales según combinaciones asombrosamente diversas (véase la figura 10-10). También han llegado a una eficacia de diseño que superaría cualquier ingenio humano. En el caso de las mariposas, puede notarse que, igual que las polillas, utilizan las feromonas extensamente, pero a diferencia de las polillas transmiten las feromonas principalmente por contacto o a través del aire, a lo largo de distancias no superiores a unos pocos centímetros. El motivo de esta abreviación podría muy bien ser que corrientes térmicas de aire y turbulencias atmosféricas diurnas impidieran la formación de grandes espacios activos. Los etólogos no han tenido grandes dificultades para efectuar tales correlaciones entre ambiente y sistemas sensoriales, a través de grupos filogenéticos muy distantes. Algunas de las mejores reconstrucciones evolutivas han experimentado variaciones de una a otra modalidad a nivel de especie, demostrando ser con bastante detalle totalmente persuasivas. Un ejemplo lo constituye el análisis de Otte acerca de la evolución comunicativa en las langostas, que puede verse en la figura 10-11. Muchos de los casos mejor documentados de vertebrados han sido hábilmente revisados por Wickler (1967, 1972).

Capítulo 11

Agresión

¿Qué es la agresión? En la terminología ordinaria, significa una merma de los derechos del otro, forzándole a abandonar algo que le pertenece o que pudiera haber esperado, ya sea mediante actos físicos o por la amenaza de la acción. Los biólogos no pueden mejorar esta definición, ni siquiera en el contexto amplio del comportamiento animal, excepto para especificar que a largo término, la pérdida de una víctima es una pérdida real sólo en la medida que disminuye la eficacia biológica. En un intento de ser más precisos, muchos autores han adoptado el término «agonístico», solidarizándose con Scott y Fredericson (1951) para referirse a cualquier actividad relacionada con la pelea, tanto en caso de agresión, como de conciliación y retirada. Sin embargo, el comportamiento agonístico ya no puede definirse de forma más precisa que en términos de comportamiento agresivo o de pelea en casos particulares, siendo el concepto ordinariamente útil sólo haciendo mención de las interrelaciones estrechas fisiológicas acerca de las respuestas agresivas y sumisas. Pero no deberíamos preocuparnos demasiado por la terminología. El factor esencial a tener en cuenta en lo que se refiere a la agresión es que ésta se trata de una mezcla de formas de conducta muy distintas, útiles para funciones muy distintas. A continuación pueden reconocerse sus formas principales:

1. *Agresión territorial.* El defensor del territorio utiliza el más dramático comportamiento señalizador que esté a su alcance para alejar a los depredadores. Se emplea la lucha escalonada de forma usual como una última alternativa, en caso de una tenencia a raya durante las ostentaciones mutuas. El perdedor presenta señales de sumisión que lo ayudan a abandonar el escenario del combate sin mayores daños físicos, pero no son, de ordinario, tan complejos como los empleados por los miembros subordinados de los órdenes dominantes. En contraste, las hembras de las especies de aves que entran en los territorios de los machos, utilizan con frecuencia elaboradas señales de apaciguamiento que cambian las ostentaciones agresivas de los machos hasta llegar a la conciliación y al cortejo.

2. *Agresión de dominación.* Las ostentaciones agresivas y los ataques desarrollados por los machos dominantes contra compañeros miembros del grupo, son similares en muchos aspectos a aquellos de los defensores del territorio. Sin embargo, el motivo no es tanto el de retirar a los subordinados de la zona como el de excluirlos de los objetos deseados, evitando que lleven a cabo acciones sobre las que el macho dominante exige prioridad. En algunas especies de mamíferos, la agresión de dominación se ve además caracterizada por señales especiales que designan un rango superior, tales como el paso de pavoneo de los lemmings, los deliberados paseos de «mayordomo» con las cabezas y colas levantadas de los macacos rhesus, y las peculiares expresiones faciales y posturas de la cola en los lobos. Los subordinados responden con un repertorio igualmente distinto de señales de apaciguamiento.

3. *Agresión sexual.* Los machos pueden amenazar o atacar a las hembras con el único propósito de aparearse con ellas, o para forzarlas a una alianza sexual más prolongada. Quizás

el desarrollo más reciente en los vertebrados superiores sea el comportamiento de los papiones hamadrías machos, que captan hembras jóvenes para formar un harén y siguen atosigándolas y amenazándolas a lo largo de sus vidas para evitar que se descarríen.

4. *Agresión disciplinaria de los padres.* Los progenitores de muchas clases de mamíferos dirigen formas suaves de agresión hacia su descendencia, para mantenerla próxima a ellos, ponerla rápidamente en movimiento, evitar las luchas, terminar lactancias inconvenientes, etc. En la mayor parte, pero no todos los casos, la acción sirve para mejorar la eficacia biológica individual de la descendencia.

5. *Agresión de destete.* Los progenitores de algunas especies de mamíferos amenazan e incluso atacan con suavidad a su propia descendencia, cuando los jóvenes siguen suplicando alimento más allá de la edad apropiada para ello. Una teoría reciente (véase el capítulo 16) sugiere que bajo una amplia gama de condiciones, hay un intervalo en la vida del animal joven durante el cual, su eficacia biológica aumenta mediante una continuada dependencia de la madre, al tiempo que la de la madre disminuye de forma simultánea. Este conflicto de intereses probablemente acarree la evolución de episodios programados de agresión de destete.

6. *Agresión moralizadora.* La evolución de formas avanzadas de altruismo recíproco conlleva una elevada probabilidad de emergencia simultánea de un sistema de sanciones morales que refuerzan la reciprocidad (véase el capítulo 5). La agresión moralizadora humana se manifiesta en incontables formas de evangelismo religioso e ideológico, reforzando la conformidad con los grupos tipo, y codifica el castigo para los transgresores.

7. *Agresión de depredadores.* Existen dudas en el sentido de que la depredación pueda ser clasificada con propiedad como una forma de agresión (por ejemplo, Davis, 1964). Incluso si se considera que el canibalismo es practicado por muchas especies de animales, en ocasiones acompañado por territorialismo y otras formas de agresión, y en otras no, es difícil considerar a la depredación como un proceso enteramente distinto.

8. *Agresión antidepredadora.* Una maniobra puramente defensiva puede escalonarse en un ataque total sobre el depredador. En caso de asalto, la presa potencial se lanza al ataque antes de que el depredador pueda iniciar ningún movimiento. El intento de asalto es a menudo mortífero, y en raras circunstancias ocasiona heridas o la muerte para el depredador.

Autores previos, particularmente Tinbergen (1971), Barlow (1968), Moyer (1969, 1971), y J. L. Brown (1970b), han apuntado la naturaleza ecléctica de la «agresión». El comportamiento agresivo interviene en distintas funciones en especies diversas, y las distintas categorías funcionales evolucionan independientemente en más de un centro de control del cerebro. Moyer elaboró la siguiente clasificación de siete categorías basadas tanto en el comportamiento animal como en el humano: depredadora, entre machos, inducida por el miedo, irritable, territorial, maternal e instrumental. Las ocho categorías provisionales que yo he recomendado aquí son similares, pero de alguna forma menos introspectivas, adaptándose más exactamente a las auténticas categorías adaptativas observadas en el comportamiento natural de la gran masa de especies animales. Barlow citó un iluminador ejemplo de múltiples formas de agresión coexistentes en el comportamiento de los crótalos. Cuando dos machos compiten, entrelazan sus cuellos y luchan como si probaran la fuerza de cada uno de los oponentes, pero no se muerden. En contraste, la serpiente que caza al acecho o tiende una emboscada a la presa, se abate desde cualquiera de varias posiciones. Tampoco advierte haciendo sonar su «cascabel». Cuando se enfrenta con un animal lo bastante grande como para amenazar su seguridad, el crótalo o serpiente de cascabel se enrolla, lanza su cabeza hacia el eje de la espiral de forma espectacular, alzando y agitando el cascabel. También puede levantar la cabeza y el cuello adoptando una postura en S. Sin embargo, si el intruso es una coralilla, especie caracterizada por alimentarse de otras serpientes, el crótalo cambia totalmente de táctica: se enrolla, esconde la cabeza bajo su cuerpo y abofetea a la coralilla con una de sus espirales levantadas.

AGRESIÓN Y COMPETICIÓN

La mayor parte de la agresión entre miembros de la misma especie puede considerarse como un conjunto de comportamientos que funcionan a manera de técnicas competitivas. Competición, del modo en que la mayor parte de ecólogos usan la palabra (Miller, 1967), significa la demanda activa que dos o más individuos de la misma especie (competición intraespecífica), o miembros de dos o más especies al mismo nivel trófico (competición interespecífica) hacen de un recurso común o de una necesidad, que son real o potencialmente limitantes. Esta definición está de acuerdo con las suposiciones de las ecuaciones de Lotka-Volterra, que todavía constituyen la base de la teoría matemática de la competición (Levins, 1968). La teoría de la biología de poblaciones sugiere que los fenómenos competitivos están significativamente divididos en dos grandes clases: *Competición sexual y competición por los recursos.* Un ejemplo de la primera sería el violento «machismo» en la estación de apareamiento y especialmente sobre los territorios comunales de despliegue: las luchas con los cuernos de los carneros, antílopes y venados machos, las espectaculares ostentaciones y peleas entre los machos de los lagópodos de Escocia y otras aves, las arduas batallas de los elefantes marinos por la posesión de los harenes, etc. Los trabajos por la posesión de varias hembras constituyen una competición por una muy especial fuente de recursos. Esto llega a ser una parte significativa del repertorio, cuando la selección de *r* es predominante, o cuando se relajan otras presiones ambientales hasta el extremo en que los machos puedan soportar las grandes cantidades de tiempo y energía que hacen falta para la poligamia. La

teoría de esta cuestión se desarrollará en la discusión de la evolución del comportamiento sexual, en el capítulo 15.

La agresión no sexual practicada dentro de las especies funciona primariamente como una forma de competición por los recursos ambientales, incluyendo de forma muy especial el alimento y el abrigo. Puede evolucionar cuando la escasez de tales recursos llega a ser un factor dependiente de la densidad (véase la tabla 11-1 y la discusión de la introducción en cuanto a dependencia de la densidad en el capítulo 4). Sin embargo, incluso en esta circunstancia, la agresión no es más que una técnica competitiva de entre las muchas que puedan surgir. Por razones que en la actualidad sólo están empezando a comprenderse, las especies pueden escoger el competir por métodos de contienda que no incluyen encuentros agresivos. Las siguientes generalizaciones acerca de la competición en los animales también pertenecen a la evolución del comportamiento agresivo (Wilson, 1971b).

Tabla 11-1

Clasificación simplificada de los factores dependientes de la densidad, que reducen las tasas de crecimiento de la población. Los factores agrupados bajo competición de contienda llevan asterisco, con el fin de precisar que el comportamiento agresivo constituye sólo un resultado alternativo, en la evolución de los controles dependientes de la densidad.

A. Competición
  * 1. Competición de contienda
    * a. Lucha y canibalismo
    * b. Territorialidad
    * c. Órdenes de dominación
  2. Competición de arrebato
B. Depredación y enfermedad
C. Emigración
D. Modificación no competitiva del ambiente

1. Los mecanismos de competición entre individuos de la misma especie son cualitativamente similares a aquellos que se dan entre individuos de especies distintas.
2. Existe sin embargo una distinta intensidad. Cuando no hay competición en absoluto, son generalmente más intensos dentro de las especies que entre ellas.
3. Pueden concebirse muchas circunstancias teóricas bajo las cuales la competición es echada a un lado de forma perpetua (Hutchinson, 1948, 1961). La mayoría de ellas involucran la intervención de otros factores dependientes de la densidad del tipo mencionado, o de fluctuaciones ambientales que regularmente detienen el crecimiento de la población justamente antes de que ésta llegue a la saturación.
4. Los estudios de campo, aunque sean de naturaleza muy fragmentaria, han tendido a verificar las predicciones teóricas mencionadas. Se ha visto que la competición se halla muy extendida en las especies animales, pero que no es universal. Es más común en vertebrados que en invertebrados, en depredadores que en herbívoros y omnívoros, y en especies pertenecientes a ecosistemas estables que en aquellas situadas en otros inestables. Es a menudo acaparada por la acción previa de otros controles dependientes de la densidad, los más comunes de los cuales son la emigración, la depredación y las enfermedades.
5. Incluso donde se da la competición, se ve frecuentemente suspendida durante largos períodos de tiempo debido a la intervención de factores independientes de la densidad, sobre todo desfavorables condiciones atmosféricas y la frecuente disponibilidad de hábitats vacíos de reciente formación.
6. Cualquiera que sea la técnica competitiva usada, ya sea agresión directa, territorialismo, enfrentamientos no agresivos, etc., el recurso limitante en última instancia es normalmente el alimento. Aun cuando la documentación a este respecto (Lack, 1966; Schoener, 1968a) sea demasiado liviana como para ser disputada con autoridad (Chitty, 1967b), todavía parecen haber casos lo suficientemente bien establecidos como para justificar su aceptación provisional como inferencia estadística. También es cierto, sin embargo, que una minoría de ejemplos implican otros recursos limitantes: aumento de espacio en los percebes y otros invertebrados marinos sésiles (Connell, 1961; Paine, 1966); Lugares de anidamiento del papamoscas cerrojillo (von Haartman, 1956) y la hormiga escocesa (Brian, 1952a, b); lugares de descanso con alto nivel de humedad en las salamandras (Dumas, 1965) y de sombra en aves del género *Saxicola* en los desiertos africanos (Hartley, 1949); materiales de construcción del nido en grajas (C. J. F. Coombs en Crook, 1965) y garzas reales (A. J. Meyerriecks, Universidad de Florida del Sur, Tampa, comunicación personal).

LOS MECANISMOS DE LA COMPETICIÓN

Si el comportamiento agresivo es sólo una forma de técnica competitiva, consideremos ahora una serie de casos que ilustran la amplia variación de esta técnica realmente registrada entre especies animales. Empezaremos por la agresión en su forma más directa y explícita, pasando de especie a especie a examinar de forma creciente las formas más sutiles e indirectas.

Agresión directa

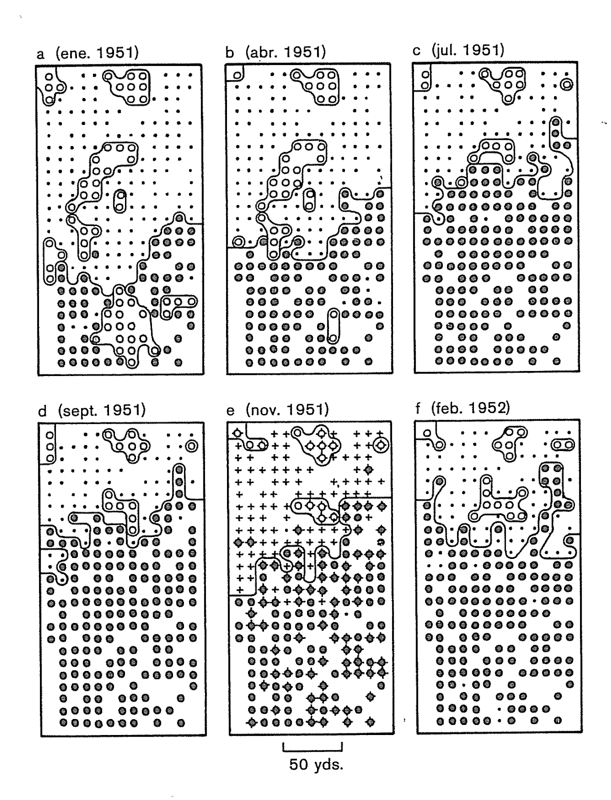
Cuando los cirrópodos de la especie *Balanus balanoides* invaden las superficies rocosas ocupadas por la especie *Chthamalus stellatus*, eliminan a estos competidores tomando directamente de forma física los puntos de fijación. En un caso estudiado por Connell (1961) en Escocia, el 10 % de los individuos de una colonia de *Chthamalus* fueron cubiertos por *Balanus* en el transcurso de un mes, y otro 3 % fueron desprendidos y desalojados durante el mismo período. Otros pocos fueron literalmente aplastados por las conchas en expansión de la especie dominante. Al cabo de dos meses, el 20 % de *Chthamalus* habían sido eliminados, habiendo desaparecido todos más ade-

lante. Los individuos de *Balanus* también se destruyen entre sí pero en menor proporción que a los miembros de las especies competidoras.

Las colonias de hormigas son notoriamente agresivas para otras, y «guerrean» tanto dentro de la misma especie como entre ellas, hecho registrado por muchos entomólogos, entre los que se cuentan (Talbot, 1943, Haskins y Haskins, 1965 y Yasuno, 1965). Pontin (1961, 1963) halló que la mayoría de reinas de *Lasius flavus* y *L. niger* que intentan iniciar nuevas colonias en solitario, son destruidas por las obreras de su propia especie. Las colonias de la hormiga *Tetramorium caespitum* defienden sus territorios mediante batallas campales en que intervienen grandes masas de obreras. El significado adaptativo de la pelea se ha aclarado gracias al reciente descubrimiento de que el tamaño medio de las obreras y la producción de formas sexuales aladas al final de la estación, cosas ambas que son buenos indicadores de la situación alimentaria de la colonia, aumentan con el incremento del tamaño del territorio (Brian, Elmes y Kelly, 1967). La descripción siguiente de Brian (1955) sobre una pelea desarrollada entre obreras pertenecientes a distintas colonias de *Myrmica ruginodes,* es típica en muchas especies territoriales de hormigas. La disputa en este caso surgió cuando obreras de una colonia se aproximaban a las de otra en un señuelo de azúcar.

Si su aproximación es por sorpresa, la que está comiendo gira en redondo... y se agarran, cayendo la pareja al suelo y cesando en la lucha. Por otra parte, la recién llegada puede aproximarse lentamente y examinar el abdomen de la que se está alimentando con cuidado, sin molestarla. Entonces, la agarra por el pedicelo (con las mandíbulas) y la levanta. La hormiga suspendida invariablemente permanece quieta, siendo transportada hacia el nido de la recién llegada. Hay veces en que no se consigue un buen apresamiento y otras obreras pueden llegar a inmiscuirse, y un grupo de tres o cuatro de ellas, compuesto por miembros de ambos nidos, pueden luchar hacia un lado y otro según una línea situada entre el nido y la fuente de alimento (no se forma ningún surco perceptible). La muerte no se produce en el campo, pero aquellas hormigas que han sido llevadas hasta los nidos enemigos serán probablemente desmembradas. El resultado de estas luchas favorecería a la colonia que aportara mayor número de obreras a punto, o sea, que habría una relación con el tamaño de la colonia, con la proximidad y con la capacidad de reclutamiento.

Uno de los espectáculos más dramáticos de la biología de los insectos lo proporcionan los soldados de grandes cabezas de ciertas especies pertenecientes al género *Pheidole.* Estos individuos presentan mandíbulas con una forma aproximada a las hojas de las tenazas para cortar alambre, y sus cabezas están repletas de grandes músculos aductores. Al producirse un choque entre colonias, los soldados avanzan, atacan ciegamente y cubren el terreno de antenas cercenadas, patas y abdómenes de sus enemigos vencidos. Brian (1956) ha demostrado que las interferencias entre colonias conducen al reemplazo y a «jerarquías de dominación» entre las especies de hormigas escocesas, que sitúan a los ganadores en las zonas más calientes del nido. Él identificó las tres técnicas competitivas siguientes: 1) usurpación gradual del nido del competidor; 2) ocupación de los



● = Palmera ocupada por A. longipes
o = Palmera ocupada por O. longinoda
• = Palmera en que A. longipes y O. longinoda estaban ausentes
— Límites aproximados de los territorios ocupados por A. longipes y O. longinoda
\+ P. punctulata anida en la base de la palmera
◆ P. punctulata y A. longipes presentes en la palmera
◇ P. punctulata y O. longinoda presentes en la palmera

Figura 11-1

Exclusión de la hormiga Oecophylla longinoda *por su competidora* Anoplolepis longipes, *en una plantación de cocoteros en Tanzania. La exclusión se produce mediante luchas a nivel de colonia. En áreas de suelo arenoso con escasa vegetación. La segunda especie reemplaza a la primera, pero allí donde la vegetación es más espesa y el suelo menos abierto y arenoso, se produce lo contrario a menudo. Una tercera especie,* Pheidole punctulata, *es ocasionalmente abundante, pero juega un papel inferior. (De Way, 1953.)*

lugares de anidamiento abandonados por las colonias competidoras, siguiendo los cambios microclimáticos adversos (por ejemplo, las cámaras del nido temporalmente, se hacen demasiado húmedas o frías), culminándose la ocupación cuando las condiciones mejoran, pero antes de que los competidores puedan volver; 3) sitio, incluyendo hostigamientos y luchas, hasta que los competidores abandonan el lugar de anidamiento. La interferencia a nivel de colonia conduce a veces a la extirpación total de una especie por parte de otra, de un área local. Este último resultado extremo se da con más frecuencia en ambientes inestables, tales como zonas de agricultura, o cuando una especie recientemente introducida invade los hábitats nativos. Puede verse un ejemplo en la figura 11-1.

Puede que no hayan dudas sobre el hecho de que las peleas e incluso el canibalismo sean normales entre los miembros de algunas especies de insectos. En el ciclo vital de ciertas especies de Hymenoptera parásitos pertenecientes a las familias Ichneumonidae, Trigonolidae, Platygasteridae, Diapriidae y Serphidae, las larvas sufren una transformación temporal en extrañas formas luchadoras que matan y devoran a otras larvas coespecíficas que ocupan el mismo insecto huésped. Esto reduce el número de parásitos hasta un número que crece con más facilidad al estado adulto en el limitado tejido disponible del huésped. Dos de las especies caníbales pueden verse en la figura 11-2.

El asesinato y el canibalismo también son algo común en los vertebrados. Los leones, por ejemplo, matan a veces a otros leones. En su estudio sobre las familias del Serengeti, Schaller (1972) observó muchas peleas entre machos que tuvieron consecuencias fatales. También registró un caso de asesinato y canibalismo perpetrados sobre los cachorros, después de que uno de los machos protectores muriera y el territorio fuera invadido por otras familias. Las peleas menos severas son más frecuentes, dando como resultado lesiones e infecciones que, en última instancia, acortan las vidas de muchos individuos. Las hienas son realmente asesinas a los ojos de los seres humanos (Kruuk, 1972). También son caníbales habituales. Las madres deben montar guardia cuando los cachorros se están alimentando con carroña, en orden a evitar que sean devorados por otros miembros del clan. Los clanes vecinos se enzarzan a menudo en batallas campales por la carroña de las presas que otro grupo haya podido matar. El siguiente relato está tomado de los registros de Kruuk:

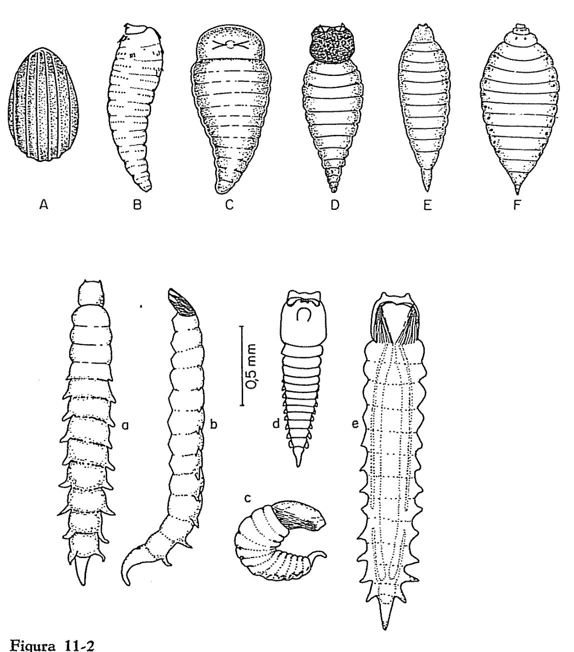


Figura 11-2
En ciertas especies de avispas parásitas, las larvas sufren una transformación temporal en una extraña forma luchadora, equipada con una cabeza esclerotizada y grandes mandíbulas. Durante este estadio, las larvas que ocupan un solo insecto huésped luchan hasta que sólo una queda con vida. En la línea superior se muestran el huevo y los sucesivos estadios larvarios del trigonálido Poecilogonalos thwaitesii; *la fase luchadora es el cuarto estadio* (D). *En la inferior, pueden verse el primero* (a, b) *y segundo* (c-e) *estadios larvarios del icneumónido* Collyria calcitrator; *la fase luchadora en este caso, es el segundo estadio. (De* Entomophagous Insects *por C. P. Clausen. Copyright © 1940 de McGraw-Hill Book Company. Usado con permiso.)*

Ambos grupos se mezclaron con gran algarabía, pero en cuestión de segundos se separaron de nuevo y las hienas Mungi se alejaron, brevemente perseguidas por las Scratching Rock, que volvieron entonces a la carroña. Con todo, alrededor de una docena de estas últimas apresaron a un macho Mungi y le mordieron por todas partes, especialmente en las patas, vientre y orejas. La víctima se vio totalmente cubierta por sus atacantes, quienes procedieron a maltratarla durante un tiempo aproximado de 10 minutos, mientras los compañeros de clan devoraban al gnú. El macho Mungi fue literalmente expulsado, y cuando estudié las lesiones con más detenimiento, me di cuenta de que sus orejas habían sido arrancadas, así como los pies y testículos, mientras que estaba paralizado por una lesión en la espina dorsal, presentando grandes desgarrones en los cuartos traseros y en el vientre, con hemorragias subcutáneas por todas partes... A la mañana siguiente encontré a una hiena comiendo de sus restos y obtuve evidencias de que otras distintas también lo habían hecho; aproximadamente la tercera parte de sus órganos internos y de sus músculos habían sido devorados. ¡Canibalismo!

Los anales de la violencia letal entre vertebrados están empezando a ampliarse. Los machos de los macacos japoneses y de cola cerduna han sido observados dando muerte a otro bajo condiciones de cautividad y seminaturales, en el transcurso de

combates por la supremacía (Kawamura, 1967; Bernstein, 1969). Cuando un grupo nuevo de macacos Berberiscos fue introducido en la población de Gibraltar, se produjeron violentas luchas que dieron como resultado varios muertos (Keith, 1949). En la India central, los machos de langur en vagabundeo invaden a veces las tropas establecidas, desalojan al macho dominante y matan a todas las crías (Sugiyama, 1967). Las gaviotas reidoras comunes jóvenes que se alejan del territorio de anidamiento paternal, son atacadas e incluso a veces muertas por otras gaviotas (Armstrong, 1947), mientras que en el piquero pardo *Sula leucogaster* de la isla de la Ascensión, los jóvenes que han nacido primero rutinariamente expulsan del nido a sus hermanos nacidos después (Simmons, 1970). Un caso de canibalismo de una cría por parte de un adulto ha sido incluso reportado en el chimpancé, pero el acontecimiento parece ser realmente raro (Suzuki, 1971).

Las pruebas relativas a asesinato y canibalismo en mamíferos y otros vertebrados se han acumulado en la actualidad hasta tal punto, que debemos invertir por completo las conclusiones avanzadas por Konrad Lorenz en su libro *On Aggression*, lo que han empezado a consolidar famosos escritores como parte de la sabiduría convencional. Lorenz escribió: «Aunque ocasionalmente en las peleas territoriales o de antagonismo, por azar un cuerno puede penetrar en un ojo o un diente en una arteria, nunca hemos llegado a la conclusión de que el ánimo de la agresión fuera el exterminio de los congéneres en cuestión». Por el contrario, el asesinato es mucho más común, y por tanto «normal», en muchas más especies de vertebrados que en el hombre. Estoy impresionado por cómo semejante comportamiento se hace más aparente cuando el tiempo de observación dedicado a la especie rebasa el límite de las mil horas. Pero sólo un asesinato por mil horas y por observador sigue siendo un canon demasiado alto de violencia para las reglas humanas. De hecho, si algún biólogo marciano visitara la Tierra consideraría al hombre simplemente como una especie más durante un largo período de tiempo, y podría llegar a la conclusión de que nos hallamos entre los mamíferos más pacíficos, midiendo la cuestión con unidades de serios asaltos o asesinatos, por individuo y por unidad de tiempo, incluso en el caso de que nuestras guerras episódicas fueran incluidas en el promedio. Si los visitantes debieran limitarse a las 2900 horas de George Schaller, y a una población humana elegida al azar comparable en cuanto a tamaño a la de leones del Serengeti, tomando uno de los estudios de campo más exhaustivos publicados hasta la fecha, probablemente no vería nada más que alguna lucha por mero juego, casi totalmente limitada a los jóvenes, y algún intercambio verbal enojado entre dos o más adultos. Incidentalmente, otra apreciada noción de nuestra malignidad que empieza a desmenuzarse, es que el hombre sólo mata más presas de las que necesita para comer. Los leones del Serengeti, al igual que las hienas descritas por Hans Kruuk, matan a veces desenfrenadamente en el caso de que sea conveniente para ellos el hacerlo así. Schaller llega a la siguiente conclusión: «Los sistemas de caza y muerte de los leones pudieran funcionar independientemente de su apetito».

No existe una «regla universal de conducta» en cuanto a los comportamientos competitivos y depredadores, que no sea la existencia de un instinto universal agresivo, y por algún motivo. Las especies son totalmente oportunistas. Sus formas de conducta no se adaptan a ninguna restricción general innata, pero están guiados, al igual que todos los demás rasgos biológicos, únicamente por lo que resulta ser ventajoso en el transcurso de un período de tiempo suficiente como para que haya evolución. Así pues, si para los individuos de una especie dada es temporalmente ventajoso el ser caníbales, existe al menos una posibilidad moderada de que la especie entera evolucione hacia el canibalismo.

Repulsión mutua

Cuando las obreras de las hormigas *Pheidole megacephala* y *Solenopsis globularia* se encuentran en una zona de alimentación, se producen algunas luchas, pero el principio no se establece de esta forma. Por el contrario, la dominación está basada en la capacidad de organización. Las obreras de ambas especies son excitables y se desvían de los rastros olorosos y se alejan de los lugares de alimentación cuando encuentran a una foránea. Las *Pheidole* se calman, vuelven a localizar los rastros olorosos y se reúnen en el lugar de alimentación con más rapidez que *Solenopsis*. En consecuencia, restablecen sus fuerzas con más rapidez durante los choques y son usualmente capaces de controlar los lugares de alimentación. Las colonias de *S. globularia* son realmente capaces de sobrevivir ocupando los puntos de anidamiento y las áreas de alimentación en hábitats más abiertos y arenosos, no penetrados por *P. megacephala* (Wilson, 1971b). La hormiga de los faraones *(Monomorium pharaonis)* es desusadamente efectiva compitiendo con otras especies en los lugares de alimentación. Las repele con el olor de una sustancia liberada por la glándula venenosa (Hölldobler, 1973).

Se conocen otros ejemplos en que la competición por los recursos es dirigida por formas indirectas de repulsión. Las hembras de la pequeña avispa *Trichogramma evanescens* parasitan los huevos de una gran diversidad de especies de insectos huéspedes, penetrando el corion con sus ovipositores e insertando en ellos sus propios huevos. Otras hembras de la misma especie son capaces de distinguir los huevos que ya han sido parasitados, evidentemente gracias a la detección de algún olor depositado en forma de trazas por la primera hembra; alertadas de esta forma, siguen buscando otros huevos (Salt, 1936).

Tanto la agresión como la interferencia química pueden ser insidiosas e impredecibles en cuanto a sus efectos. Si una rata hembra recientemente inseminada por un macho se coloca con otro macho perteneciente a una estirpe genética diferente, de costumbre abortará y pronto estará dispuesta para una nueva inseminación. Lo que estimula el aborto es una feromona aún no identificada, producida por la orina del macho y que al ser olida por la hembra activa la glándula pituitaria y el cuerpo

lúteo (Bruce, 1966; Bronson, 1969). Un efecto igualmente significativo ha sido recientemente demostrado por Ropartz (1966, 1968). Investigando las causas de la reducción de fertilidad en poblaciones muy densas, halló que el olor de otros ratones causa que las glándulas adrenales de los animales individuales crezcan más y que aumenten su producción de corticoesteroides, desembocando eventualmente en una disminución de la capacidad reproductora, e incluso en la muerte del animal.

LOS LÍMITES DE LA AGRESIÓN

¿Por qué los animales prefieren el pacifismo y las fanfarronadas a las peleas escalonadas? Incluso descontando el gran número de especies en que los controles dependientes de la densidad son lo bastante intensos como para impedir que las poblaciones alcancen niveles competitivos, aún queda por explicar el porqué la agresión abierta falta en el resto de especies que compiten. La respuesta probablemente sea que, para cada especie, según los detalles de su ciclo vital, sus preferencias alimentarias y sus rituales de cortejo, existe algún nivel óptimo de agresividad por encima del cual la eficacia individual desciende. Para algunas especies este nivel debe ser cero, en otras palabras, que el animal debería carecer de agresividad por completo. Para todas las otras lo óptimo es un nivel intermedio. Hay al menos dos tipos de limitación en el aumento evolutivo de la agresividad. En primer lugar, hay el peligro de que la hostilidad del agresor se dirija contra parientes no reconocidos. Si las tasas de supervivencia y reproducción entre parientes descienden por esto, entonces la tasa de reemplazo de los genes mantenidos en común por el agresor y sus parientes también descenderá. Ya que estos genes incluyen a los responsables del comportamiento agresivo, semejante reducción de la eficacia inclusiva también actuará en contra del comportamiento agresivo. Este proceso continuará hasta que la diferencia entre ventajas y desventajas, medida en unidades de eficacia inclusiva, sea máxima.

En segundo término, un agresor invierte un tiempo en la agresión que podría dedicar al cortejo, construcción del nido, alimentación y cuidado de los jóvenes. Las gallinas Leghorn blancas dominantes, por ejemplo, tienen más acceso al alimento y a los lugares de descanso que las subordinadas, pero son menos atractivas para los machos, por lo que aparean menos veces (Guhl, Collias y Allee, 1945). Es plausible que el nivel medio de agresión en estas gallinas represente un acierto óptimo de equilibrio, para obtener la mayor diferencia entre ventajas y desventajas de la agresión en general. Sin embargo, el caso no puede tenerse en cuenta debido a que los experimentos no se extendieron lo suficiente como para determinar si las gallinas dominantes, realmente depositan menos huevos como resultado de su reducida actividad sexual (Guhl, 1950). Los efectos adversos de semejante «desdén por la agresión» han sido más convincentemente documentados en las palomas (Castoro y Guhl, 1958), alcatraces (Nelson, 1965), y melifágidos (Ripley, 1959, 1961). Las particularidades de los ambientes de distintas especies pueden en ocasiones relacionarse directamente con formas e intensidades del comportamiento agresivo que las caracteriza. Las ardillas pertenecientes a los géneros *Tamias* y *Eutamias*, varían notablemente en cuanto a la cantidad de defensa territorial que ostentan. De acuerdo con Heller (1971), la intensidad territorial está determinada en la evolución mediante la interacción de la magnitud de la necesidad de ganar un control absoluto sobre el territorio, y el coste de la defensa de éste en términos de energía perdida y riesgo de depredadores. Estos factores difieren en gran medida de uno a otro hábitat, lo suficiente, de acuerdo con Heller, como para ser importantes sobre el hecho de que algunas especies de *Eutamias* sean intensamente territoriales, mientras que otras, en apariencia, no lo sean. Como puede verse en la tabla 11-2, la defensa territorial se ha desarrollado evidentemente cuando los suministros de alimentos eran tan limitados que hacían importante la defensa, y no sólo porque existiera un costo desorbitado en la misma.

El compromiso evolutivo puede extenderse incluso a los más nimios detalles del comportamiento agresivo. La gaviota tridáctila *(Rissa tridactyla)* tiene el solo hábito de anidar en las repisas de pequeños acantilados próximos al mar. Estas aves sólo pueden efectuar limitados movimientos después de aterrizar. En consecuencia, han restringido su comportamiento agresivo. La postura de amenaza erguida empleada por todas las demás gaviotas ha sido abandonada, y los animales no hacen nada más que cogerse los picos y torcérselos. Debido a que las gaviotas tridáctilas inmaduras que caen de las repisas invariablemente están sentenciadas a muerte, su comportamiento está únicamente modificado en el sentido de prevenir accidentes: en lugar de correr cuando se ven atacadas, giran la cabeza y ocultan por completo el pico, en lo que sería un despliegue extremo de apaciguamiento (Esther Cullen, 1957).

LAS CAUSAS PRÓXIMAS DE LA AGRESIÓN

La agresión evoluciona no como un proceso biológico continuo como los latidos del corazón, sino como un plan de contingencia. Es un conjunto de respuestas complejas de los sistemas nervioso y endocrino del animal, programadas para sumarse en momentos de tensión. La agresión es genética en el sentido definido con anterioridad (capítulo 4), es decir, sus componentes se ha comprobado que presentan un alto grado de heredabilidad y están de cualquier forma, sujetas a una evolución continua. La documentación precisa para esta aseveración es sustancial y ha sido revisada por Scott y Fuller (1965), y McClearn (1970). La agresión también es genética en un segundo sentido, más vago, significando que las respuestas agresivas y de sumisión en algunas especies están especializadas, estereotipadas y son altamente predecibles en presencia de ciertos estímulos muy generales. El significado adaptativo de la agresión, su causa última y las presiones ambientales que

Tabla 11-2
Presencia o ausencia de comportamiento territorial en especies de cipmunks, como un compromiso evolutivo entre fuerzas ecológicas opuestas; + indica una condición favorecedora de la territorialidad, — indica una condición opuesta a él. (Basado en Heller, 1971.)

Especie	Suministro alimentario	Coste energético de la defensa territorial	Peligro de depredación debido a la defensa territorial	Presencia o ausencia de territorio
Cipmunk alpino *(Eutamias alpinus)*	En áreas limitadas en estaciones cortas +	Relativamente bajo +	Relativamente bajo: muchos sitios donde ocultarse entre las rocas alpinas +	Presente
Cipmunk del pino amarillo *(Eutamias amoenus)*	En áreas limitadas en estaciones cortas +	Moderado o bajo +	Relativamente bajo: muchos lugares para ocultarse en el suelo del bosque + ?	Presente
Cipmunk menor *(Eutamias minimus)*	En áreas limitadas, probablemente estacional +	Elevado debido al ambiente cálido y seco —		Ausente
Cipmunk empalizador *(Eutamias speciosus)*	Muy extendido, abundante, diverso y anual —	Probablemente moderado o bajo +	Probablemente elevado —	Ausente

guían la selección natural de su variación genotípica, deberían constituir objeto dè análisis en cuanto se descubrieran componentes agresivas o de sumisión en cualquier comportamiento social.

Las causas próximas de la variación serán examinadas ahora. Pueden comprenderse con más facilidad si se clasifican en dos conjuntos de factores. En primer término, existe una colección de contingencias ambientales externas para las que el animal debe estar preparado a responder, incluyendo encuentros con extraños al grupo social, competición por los recursos con otros miembros de su propio grupo, y cambios diarios y estacionales en el ambiente físico. Todas estas exigencias proporcionan estímulos a los que debe ajustarse la escala agresiva de los animales de forma correcta. El segundo conjunto de estímulos viene constituido por los ajustes internos durante el aprendizaje y el cambio endocrino mediante los que las respuestas agresivas de los animales al ambiente externo se hacen más precisas.

Contingencias ambientales externas

Encuentros fuera del grupo. El más poderoso evocador de respuestas agresivas en los animales es la visión de un extraño, sobre todo la de un invasor del territorio. Este principio xenofóbico ha sido documentado en virtualmente todos los grupos de animales que desarrollan formas superiores de organización social. Los leones macho, normalmente los adultos más letárgicos de la familia, prestan atención e inician salvajes rondas de rugidos cuando machos extraños se ponen al alcance de su vista. No hay nada en la vida cotidiana de una colonia de hormigas que active tanto al grupo como la introducción de unas cuantas obreras foráneas. El principio se extiende a los primates. Southwick (1967, 1969) dirigió una serie de experimentos controlados con macacos rhesus en cautividad, con el fin de medir la importancia relativa de varios factores principales en la evocación de la agresión. La escasez de alimentos realmente provoca un descenso en las interacciones de agresión-sumisión, ya que los animales reducían todos los intercambios sociales y empezaban a dedicar más tiempo a lentas y tediosas exploraciones de su confinamiento. La aglomeración en los monos indujo algo menos que el doble de aumento en las interacciones agresivas. La introducción de macacos rhesus extraños, sin embargo, provocó un aumento de tales interacciones comprendido entre cuatro y diez veces. El experimento dio una medida más exacta de lo que se observa comúnmente en la naturaleza. La tasa de agresión desarrollada cuando se encuentran dos grupos de macacos rhesus, o cuando un extraño intenta entrar en el grupo, excede en mucho a lo que puede apreciarse dentro de las tropas cuando atraviesan episodios de tensión en su vida cotidiana.

Alimento. La relación entre comportamiento agresivo y existencias y distribución de alimentos es generalmente compleja en los animales y difícil de predecir para una especie en particular. En general, los intercambios de agresión-sumisión aumentan espectacularmente cuando el alimento se halla amontonado y no esparcido, y la dominación de uno de estos montones o de una pequeña zona de terreno en la que se concentra el alimento llega a ser aprovechable. Los babuinos de ordinario se alimentan como las bandadas de pájaros, desplegándose en guerrilla buscando pequeñas acumulaciones de vegetales que

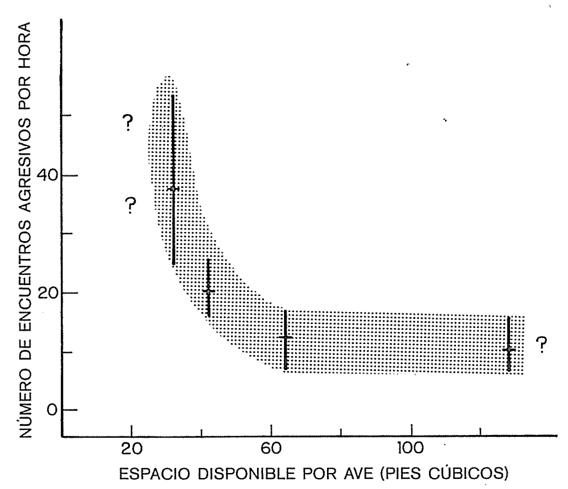


Figura 11-3
A medida que aumenta el agrupamiento en el fringílido Carpodacus mexicanus *enjaulado, y disminuye el espacio por pájaro, la tasa de interacciones agresivas crece exponencialmente. Las medias y gamas de variación de las tasas se dan para diversas cantidades de espacio. (Tomado de Thompson, 1960.)*

son recogidos del suelo y devorados rápidamente. Los miembros de la tropa raramente se desafían entre sí bajo estas circunstancias. Pero cuando una acumulación de brotes de hierba se descubre en un excremento de elefante, o se mata un pequeño animal, los babuinos se desafían y pueden llegar incluso a luchar por el alimento. La forma más rápida que tiene un observador para presenciar la agresión y el orden de dominación es proporcionar a los babuinos trozos de pan o cualquier otro fragmento de alimento. N. R. Chalmers (cita de Rowell, 1972) observó que cuando los mangabeyes *Cercocebus albigena* se alimentaban del fruto del jack, frutos muy grandes que crecen directamente del tronco del árbol, interactuaban agresivamente con una frecuencia diez veces superior que cuando lo hacían con otras clases de frutos pequeños diseminados por la bóveda forestal. La escasez de alimento puede exacerbar la agresión, pero únicamente si éste se halla distribuido de forma defendible. El simple apetito puede incluso reducir la tasa de interacciones produciendo indiferencia y provocando el que los animales se separen entre sí en búsqueda de alimento. Esta sorprendente respuesta fue observada por Hall (1963a) en los babuinos chacma abandonados en una isla por las aguas crecientes del pantano Kariba. También se observó en los macacos rhesus de Cayo Santiago cuando la provisión regular de alimento para esta población semisalvaje dejó de llegar (Loy, 1970).

Aglomeración. A medida que los animales se mueven con mayor proximidad, la tasa con que se encuentran crece exponencialmente. Manteniéndose constante todos los demás factores, la frecuencia de interacciones agresivas crece también según la misma tasa exponencial (véase la figura 11-3). Las curvas espacio-agresión de algunas especies, con todo, son más complejas. A densidades intermedias, el crustáceo *Orconectes virilis* forma territorios, pero a densidades extremadamente elevadas se colapsa en agregaciones pacíficas (Bovbjerg y Stephen, 1971). Cuando los individuos de *Dascyllus aruanus,* un pez de coral australiano, se aglomeran alrededor de trozos de coral sintético en densidades crecientes, la proporción de sus encuentros agresivos crece primero para descender después (figura 11-4). La agresión también aumenta en función del tamaño del grupo, independientemente de la densidad (Sale, 1972). Experimentos efectuados con el conejo europeo por Myers y col. (1971) han demostrado también un alza en las interacciones agresivas a medida que aumenta la densidad. Sin embargo, un segundo y más sorprendente efecto se puso de manifiesto: si la densidad se mantiene constante, pero el espacio total ocupado por todo el grupo disminuye (reduciendo el número de conejos del grupo para mantener constante la densidad), la tasa de agresión todavía crece. Así pues, los conejos son sensibles no sólo a la proximidad de otros conejos, sino también a la cantidad absoluta de habitáculo en la que debe acomodarse la aglomeración.

Cambio estacional. Las interacciones agresivas de la mayoría de especies animales alcanzan un máximo en la época de

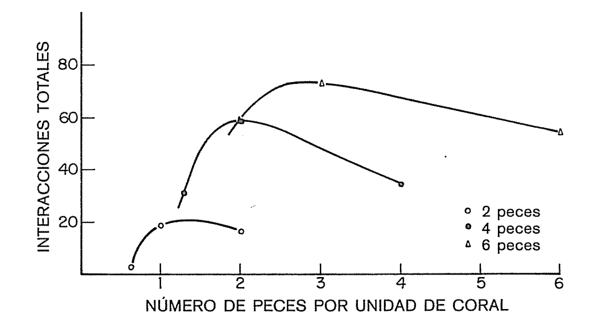


Figura 11-4
La tasa de interacciones agresivas en el pez de los arrecifes Dascyllus aruanus, *aumenta escalonadamente a medida que se incrementa la densidad, descendiendo luego. El comportamiento agresivo también está en función del tamaño total del grupo, como lo prueban las posiciones de las tres curvas espacio-agresión. (Tomado de Sale, 1972.)*

celo. Las luchas entre los tigres, por ejemplo, se limitan a disputas entre los machos por las hembras en estro. Baikov (1925) describió su experiencia con el tigre de Manchuria de la forma siguiente: «He pasado muchas noches en la taiga sólo con mis compañeros cazadores, sentado ante el fuego y escuchando a los tigres enfrentarse a sus rivales a través de los bosques helados; pero aunque el campo de batalla es invariablemente regado con sangre, estos encuentros nunca finalizan con la muerte.» El sifaka *(Propithecus verreauxi)*, un lémur de Madagascar, se muestra pacífico a lo largo de la mayor parte del año, pero irrumpe en salvajes peleas durante la época de celo (Alison Jolly, 1966). El reno hembra es un animal pasivo durante la mayor parte de su vida. Pero poco antes, e inmediatamente después de dar a luz se vuelve agresiva hacia otros miembros de la manada, sobre todo los añales. Los macacos rhesus son animales extraordinariamente agresivos, incluso para los monos del Viejo Mundo, y sus sociedades están basadas en gran medida en los órdenes de dominación mantenidos por confrontaciones agresivas virtualmente continuas. Aun así, la hostilidad entre machos alcanza un máximo en el transcurso de la época de celo, y las hembras se ven involucradas en la mayor cantidad de peleas tanto durante las épocas de celo como en las de alumbramiento. Las heridas y las muertes también son comunes en estas épocas (Wilson y Boelkins, 1970). Pueden citarse otros modelos estacionales con profusión a partir de la literatura referente a las vidas tanto de vertebrados como de invertebrados.

Aprendizaje y cambios endocrinos

Experiencia previa. Diversas experiencias en la vida de un animal pueden influenciar la forma y la intensidad de su comportamiento agresivo. La agresión en ratas de laboratorio puede aumentarse mediante un entrenamiento instrumental directo. El comportamiento amplificado en estos estudios es la respuesta «agresión-dolor»: cuando dos ratas son sometidas a ciertos estímulos dolorosos, como choques eléctricos, se atacan irguiéndose de frente sobre sus cuartos traseros, lanzando sus cabezas hacia adelante con las bocas abiertas, mordiéndose y empujándose vigorosamente. Neal E. Miller (1948) entrenó ratas para la lucha en ausencia de choque eléctrico dando éste por finalizado tan pronto como los animales se ponían agresivos. Más recientemente, Vernon y Ulrich (1966) tuvieron éxito al inducir una respuesta agresión-dolor en ausencia de éste último, por medio de un clásico entrenamiento de asociación. Un sonido neutro previo, consistente en un tono generado eléctricamente de 1,32 kiloherzios y 60 decibelios, era producido de forma simultánea con un choque eléctrico durante ensayos repetidos. Al cabo de un tiempo, las ratas pueden desarrollar luchas estereotipadas al ser estimuladas sólo por el sonido.

La amplificación instrumental del comportamiento agresivo debe considerarse como una manifestación en laboratorio de la socialización, mediante la que los animales aprenden cual es su lugar en las relaciones territoriales y de dominación bajo condiciones naturales. A medida que los animales ascienden de categoría, aumenta su presteza al ataque, sobre todo cuando se encuentran con rivales que han sido previamente derrotados. Los animales vencidos de forma rotunda en encuentros con un cierto número de oponentes, «se hunden» fisiológicamente, ostentan timidez al hallar a otras series de oponentes, siendo más probable que mantengan su baja categoría antes que otros que hayan conocido triunfos tempranos (Ginsburg y Allee, 1942; McDonald y col., 1968). Aunque el efecto sea considerado en general como un rasgo de los vertebrados, también se da en insectos. Free (1961a) descubrió su existencia al realizar experimentos rutinarios en los que la obrera dominante de una colonia sin reina de abejorros fue introducida en el nido de otra. De forma característica, la intrusa fue desafiada por la obrera dominante residente, y ambas se pusieron a luchar y a agarrarse. Eventualmente, una señaló su sumisión ocultándose en el ángulo de la caja del nido. Cuando el insecto intruso fue devuelto a su propia colonia, su status dependía entonces en el hecho de si había ganado o perdido en la colonia extraña. En el primer caso, invariablemente recuperaba su posición dominante original. De lo contrario, era sometido a un status de subordinación. De forma similar, Alexander (1961) fue capaz de invertir el orden de dominación de los grillos machos «venciendo» repetidas veces al macho dominante en encuentros, por medio de estímulos artificiales.

Las respuestas agresivas normales de los mamíferos también se ven influenciadas por el proceso de socialización. Los ratones domésticos machos *(Mus musculus)* criados en condiciones de aislamiento después del destete, son menos agresivos que los criados en grupos sociales. Cuanto más tiempo está el ratón expuesto a otros, mayor es su agresividad hacia los extraños las últimas veces. El período crítico es relativamente largo; en los experimentos de King (1957), un aislamiento tan tardío como a los 20 días todavía ejerció un efecto depresivo sobre las respuestas subsecuentes. El ratón de patas blancas macho *(Peromyscus maniculatus)* se desarrolla en condiciones incluso más severas. Para mostrar agresividad hacia otros machos en ausencia de hembras, debe poseer una extensiva experiencia sexual (Bronson y Eleftheriou, 1963).

Hormonas y agresión. El sistema endocrino de los vertebrados actúa como un artificio de sintonización relativamente tosco, para el ajuste del comportamiento agresivo. Las interacciones de las diversas hormonas involucradas en este control son complicadas (véase la figura 11-5). Sin embargo, pueden entenderse con rapidez si se considera a todo el sistema como comprendiendo tres niveles de controles: el primero determina el estado de preparación (andrógenos, estrógenos y hormonas del cuerpo lúteo), el segundo la capacidad de una respuesta rápida a la tensión (epinefrina), y el tercero la capacidad de una respuesta a la tensión más lenta y sostenida (corticoides de las glándulas suprarrenales).

El nivel de preparación para la lucha es lo que normalmente llamamos agresividad, en orden a establecer diferencias con el acto de la agresión. Agresividad, como dijo Rothballer

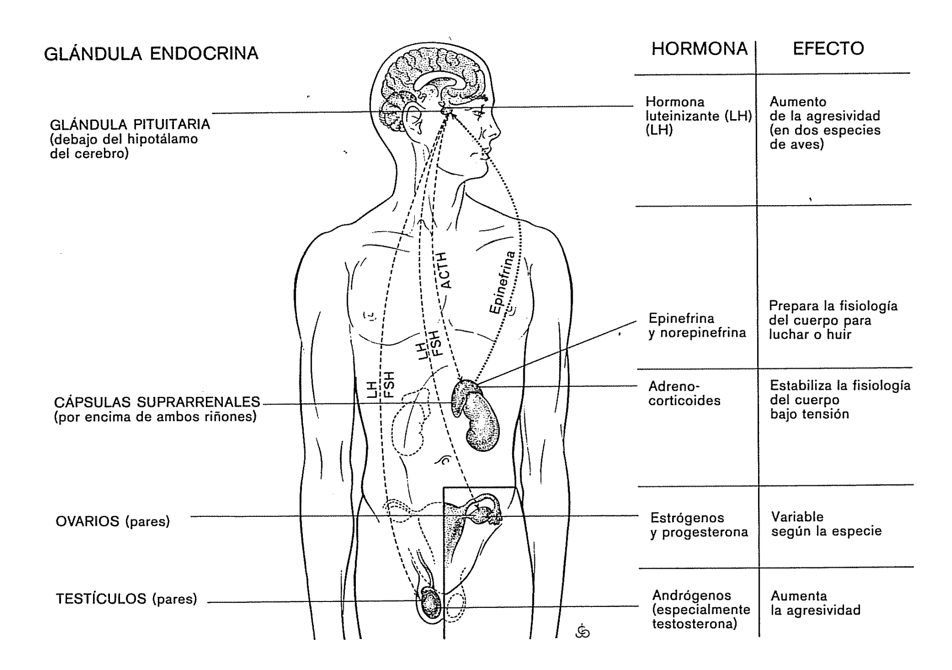


Figura 11-5

Principales hormonas que afectan al comportamiento agresivo de los mamíferos. La glándula pituitaria, estimulada por impulsos del hipotálamo y en menor grado por la epinefrina («adrenalina»), libera corticotropina (ACTH), que aumenta la corteza de las cápsulas suprarrenales y la salida de adreno-corticoides. La glándula pituitaria también libera la hormona luteinizante (LH), que estimula la producción de andrógenos en los testículos del macho. En la hembra, la LH actúa sinérgicamente con la hormona estimuladora del folículo (FSH), para promover la secreción de estrógeno en los folículos ováricos. La estimulación de ciertas neuronas del sistema nervioso autónomo, controlada principalmente por el hipotálamo, provoca la liberación de epinefrina por la medula de las cápsulas suprarrenales. Este esquema se basa en los resultados fraccionarios obtenidos de una diversidad de especies de vertebrados, y la utilización aquí del sistema humano, sólo es por conveniencia.

(1967), es un umbral. Puede medirse ya sea por la capacidad de estímulos provocadores requeridos para atraer el acto, o por la intensidad y duración de éste frente a un estímulo dado. El tipo de hormonas más consistentemente asociadas en los vertebrados con la elevación de la agresividad, son los andrógenos, que son esteroides con 19 átomos de carbono, con grupos metilo en los C-10 y C-13, segregados por las células de Leydig que se encuentran en los testes. El andrógeno más potente desde un punto de vista de comportamiento es, evidentemente, la testosterona. Se sabe desde los experimentos de Arnold Berthold en 1849, que los pollitos cesan de piar y pelear cuando son castrados, pero retienen estos comportamientos si se implantan testes de otros pollitos en sus cavidades abdominales. En años recientes se ha demostrado que los comportamientos pueden restaurarse mediante la inyección de cantidades apropiadas de propionato de testosterona. Un efecto similar se ha demostrado en una amplia gama de especies, que incluyen peces góbidos *(Bathygobius)*, lagartos *Anolis*, camaleones americanos *(Sceloporus)*, tortugas del género *(Chrysemys)*, martinetes, palomas, aves canoras, codornices, lagópodos, ciervos, ratones, ratas y chimpancés (Scott y Fredericson, 1951; Davis, 1964; Andrew, 1969; Floody y Pfaff, 1974). Los machos inmaduros, incluyendo a los humanos, pueden llegar más rápidamente a la madurez gracias a inyecciones de propionato de testosterona, y en algunas especies, puede masculinizarse fuertemente el comportamiento de las hembras. Los efectos de los andrógenos se extienden ampliamente en rasgos fisiológicos y sociales que van unidos con la agresividad. Cuando los gerbillos de Mongolia *(Meriones unguiculatus)* de cualquier sexo son castrados, reabsorben las glándulas sebáceas ventrales

con las que marcan los territorios. Las glándulas se regeneran y se recupera el comportamiento territorial con inyecciones de propionato de testosterona (Thiessen, Owen y Lindzey, 1971). Allee, Collias y Lutherman fueron los primeros en demostrar en 1939 que las hembras de cualquier ave a las que se habían suministrado reducidas dosis de testosterona, se hacen más agresivas y ascienden de categoría en las jerarquías de dominación de las bandadas. Watson y Moss (1971) informaron de que los machos de lagópodo de Escandinavia *(Lagopus lagopus)* a los que se habían administrado andrógenos se hacían más agresivos, casi duplicaban la extensión de su territorio, dedicaban más tiempo al cortejo y se apareaban con dos hembras en lugar de una, que es lo normal. Dos machos no territoriales en deplorables condiciones físicas, recuperaron su buen aspecto y expulsaron a otros machos territoriales para establecer otros nuevos por sí mismos. A pesar de no haberse apareado en el transcurso de aquel año, sobrevivieron al invierno y establecieron territorios en el siguiente. Uno de ellos fue capaz de adquirir una hembra al verano siguiente. Sin la administración, ambos machos hubieran perecido casi con toda certeza en el transcurso del invierno.

Entre los vertebrados, un aumento estacional en la concentración de andrógenos de los machos está generalmente asociada a un incremento de la agresividad, a un establecimiento o aumento de los dominios en aquellas especies territoriales, y a la arremetida del comportamiento sexual. Abreviando, los andrógenos inician la época de celo. Al mismo tiempo, la dominación entre los machos está correlacionada con su nivel de andrógenos. La relación entre hormonas y comportamiento es, no obstante, mucho más complicada que una simple reacción química. En los vertebrados superiores, la dominación depende en gran medida de la experiencia y de la deferencia mostradas por otros miembros del grupo en base a los papeles pasados. Las aves son notablemente inconsistentes en sus reacciones. Davis (1957), por ejemplo, demostró que la testosterona no afecta al rango de los estorninos vulgares en las jerarquías de los polluelos. Los machos de tordo *(Turdus vulgaris)* y de otras muchas especies de aves siguen defendiendo sus territorios en otoño e invierno, cuando sus gónadas son muy pequeñas (Snow, 1958). La explicación de estas inconsistencias podría residir en el papel continuado de niveles incluso menores de andrógeno, o en los efectos contrarrestantes de otras hormonas. Un nuevo campo de posibilidades fue el abierto por el descubrimiento de Mathewson (1961) en el sentido de que las inyecciones de hormona luteinizante (LH) aumentan la agresividad y el rango de dominación en aquellos estorninos donde la testosterona falta. Una función de la LH es estimular la producción de testosterona. Davis (1964) ha sugerido que la LH tiene su papel fundamental en el control de la agresión, y que la función ha sido compartida con la testosterona sólo como un tardío desarrollo evolutivo. Con todo, los datos aún no son adecuados para probar esta hipótesis.

Entre los primates superiores, la relación entre los andrógenos y la agresividad aún puede ser más compleja. Rose y col. (1971) hallaron que los niveles de testosterona en plasma están correlacionados con la agresividad, en macacos rhesus. Sin embargo, la correlación con el rango en el orden de dominación resultó ser menos precisa, ya que los machos de rango superior presentaban niveles inferiores. Igualmente sorprendente fue que las concentraciones de testosterona de los machos de rango inferior fueron superiores que las de animales enjaulados. Existe la posibilidad de que la agresividad induzca la secreción de testosterona vía cerebro-pituitaria-testes y no por otro camino. O lo que también es igualmente probable, la producción de hormonas y el modelo de comportamiento se ven mejorados entre sí merced a estímulos no identificados tales como experiencia y dosis de otras hormonas que influencian el eje pituitaria-testes.

Los estrógenos inducen una confusa variedad de efectos sobre el comportamiento agresivo. La mayor parte de estas sustancias están producidas por los ovarios, pero también pueden hallarse pequeñas cantidades en cápsulas suprarrenales, placenta, testes e incluso en espermatozoides. Así pues, aunque los estrógenos sean primariamente hormonas femeninas, también pueden jugar algún papel en la fisiología masculina. En general, niveles elevados de estrógeno promueven la feminización, respuestas sexuales femeninas y por tanto, una menor agresividad, excepto cuando los individuos están defendiendo a la prole, o con menor frecuencia, compitiendo con otros adultos. Los vertebrados macho a los que se ha inyectado estrógeno, típicamente se vuelven menos agresivos. Un lagópodo de Escocia al que Adam Watson (Watson y Moss, 1971) suministró estrógeno, perdió a su hembra y, eventualmente, su territorio. En contraste, los machos castrados del hámster *Mesocricetus auratus*, recuperaron sus rasgos agresivos al serles inyectados estrógenos, al tiempo que las hembras permanecían sin afectar (Vandenbergh, 1971). Cuando los hámsters hembra recibían tanto testosterona como progesterona, lo que duplicaba las condiciones para un estro normal, la agresividad se veía fuertemente inhibida (Kislak y Beach, 1955). Los chimpancés hembra se volvían más agresivos con un tratamiento a base de estrógenos (Birch y Clark, 1946). En seres humanos, los efectos son, o despreciables, o lo bastante sutiles como para ser definidos tan solo por un estudio psicoanalítico (Gottschalk y col., 1961). Esto parece redundar en cierta disminución de la ansiedad y agresividad en las mujeres que se hallan en el centro del período menstrual, cuando debería esperarse que se produjera la ovulación (Ivey y Bardwick, 1968). En éste momento, la receptividad debiera ser mayor, y los niveles de progesterona y estrógeno alcanzar un máximo. En resumen, podemos inferir a partir de las evidencias fragmentarias, que el estrógeno influencia la agresividad de los vertebrados de formas altamente condicionadas. Cuando es adaptativa como para ser sexualmente sumisa, sobre todo en el estro, cuando los niveles de progesterona son elevados, la agresividad se ve suprimida. En otras ocasiones, el estrógeno puede realmente aumentar la agresividad de forma que ayude a la hembra a mantener su status y a defender a su descendencia. El efecto

inhibidor sobre la agresividad masculina podría muy bien ser un artefacto sin importancia.

Dado que la LH y las hormonas gonadales mantienen a un vertebrado en un estado de adecuada presteza hacia su rango y su status reproductivo, la epinefrina es la hormona mediante la cual éste realiza un fino ajuste frente las emergencias que surgen momento tras momento. La epinefrina es una catecolamina, un derivado de la tirosina segregada primariamente por la médula de las cápsulas suprarrenales. La liberación de epinefrina hacia la corriente sanguínea se ve estimulada por los nervios simpáticos, yendo a parar en última instancia bajo el mando del hipotálamo. La sustancia es complementaria con la otra catecolamina principal, la norepinefrina, que se acopla al sistema nervioso parasimpático y presenta en general, efectos distintos y en ocasiones opuestos. La epinefrina actúa rápidamente en conjunción con el sistema simpático para preparar a todo el cuerpo para el «ataque o la fuga». El ritmo cardiaco y la presión sistólica sanguínea aumentan. Hay una vasodilatación por todo el cuerpo, y el conteo de eosinófilos sube. La sangre a través de los músculos esqueléticos, cerebro e hígado aumenta su afluencia hasta un 100 %. La concentración de glucosa en sangre también aumenta. La digestión y las funciones reproductoras son inhibidas. Al menos en el hombre, hay una liberación de sentimientos de ansiedad. La epinefrina se libera cuando el vertebrado se enfrenta con una situación de tensión, que si es en frío se llama «escapada difícil», o con la hostilidad procedente de otro miembro de la especie. La hormona no causa en sí misma la agresividad del animal, sino que lo prepara para ser más efectivo en el transcurso de los encuentros. Bajo ciertas condiciones, la epinefrina también actúa promoviendo la liberación de corticotropina (ACTH) por el lóbulo anterior de la pituitaria, con la consiguiente liberación de corticoides por las cápsulas suprarrenales y una preparación del cuerpo para un ajuste más prolongado ante la tensión.

La norepinefrina también se libera en respuesta a la tensión en general, pero independientemente de la epinefrina. Cuando la última acelera una respuesta masiva general del cuerpo, movilizando el glucógeno en forma de glucosa sanguínea, y redistribuyendo la sangre hacia los centros de acción, la primera actúa principalmente manteniendo la presión sanguínea. Esto provoca actividad cardiaca y vasodilatación, al mismo tiempo que un efecto relativamente reducido sobre la tasa de flujo sanguíneo o sobre el metabolismo. Así pues, la epinefrina se ajusta estrictamente a la teoría original de emergencia de Walter Cannon de la acción de la medula de las cápsulas suprarrenales, con la norepinefrina jugando un papel secundario y principalmente regulador. Un curioso efecto descubierto en los seres humanos es que la participación violenta en encuentros agresivos induce la liberación de cantidades relativamente elevadas de norepinefrina, conjuntamente con otras moderadas de epinefrina, mientras que la *anticipación* de la interaccción agresiva, en forma de miedo o enfado, sólo favorece la liberación de esta última. Los jugadores profesionales de hockey que están en el banquillo, por ejemplo, sólo segregan epinefrina, al mismo tiempo que sus compañeros de equipo que están tomando parte activa en el juego, segregan preferentemente norepinefrina.

Bajo condiciones de tensión, la ACTH del lóbulo anterior de la pituitaria, induce una secreción de esteroides a partir del córtex de las glándulas suprarrenales. Cuando la tensión se prolonga, las cápsulas aumentan de peso y mantienen una elevada producción de estas hormonas corticosteroides. La secreción contiene diversas sustancias activas, incluyendo cortisona, cortisol, corticosterona y otras. Sus funciones varían de un grupo de vertebrados al siguiente, pero en general, una clase de estas sustancias contribuye a preservar el balance iónico de la sangre y de los fluidos tisulares, mientras que la otra controla la reacción del cuerpo a la infección reduciendo la inflamación, rebajando el conteo de eosinófilos y eliminando los linfocitos y los nódulos linfáticos. Ciertas hormonas también provocan la deposición de glucógeno en el hígado. Así pues, algunos corticoides de las cápsulas suprerrenales presentan efectos opuestos a las catecolaminas. Sirven de mecanismo de rotura en los sistemas de movilización de emergencia en el cuerpo. Siempre se requieren algunas cantidades de corticoides suprarrenales, incluso cuando el animal no se halle bajo tensiones determinadas. Los animales a los que se ha extirpado las glándulas suprarrenales presentan síntomas idénticos a los que padecen la enfermedad de Addison: hipoglucemia, perturbaciones gastrointestinales, presión sanguínea reducida, así como la temperatura corporal, fallos renales e incapacidad para afrontar tensiones de ningún tipo. Sin corticoides suprarrenales, las condiciones de los animales (o de los hombres) se deterioran frente a temperaturas extremas, actividad prolongada, infección, intoxicación, etc. Al someterse a una tensión prolongada, un animal normal sufre lo que Hans Selye (1956) ha denominado «Síndrome de adaptación general». El S.A.G. se considera que actúa en la siguiente secuencia de tres etapas:

1. *Etapa de alarma.* La glándula pituitaria, activada por el cerebro, libera ACTH, que a su vez induce la liberación de corticosteroides suprarrenales en la sangre. Los corticosteroides median sus diversos efectos, estimulando y controlando la rápida respuesta del animal a la emergencia y contribuyendo a estabilizar su fisiología. Si la tensión prosigue, el animal entra en la segunda etapa.

2. *Etapa de resistencia.* La mayor demanda de corticosteroides induce el crecimiento de las glándulas suprarrenales. Las interacciones agresivas se cuentan entre las causas más potentemente productoras de tensión. Cuando los ratones de laboratorio hechos hiperexcitables merced a un aislamiento prolongado se exponen a luchadores entrenados durante sólo 15 minutos, su nivel de corticosterona en plasma aumenta en gran medida y permanece elevado durante más de 24 horas (Bronson, 1967). Las peleas durante períodos tan cortos como de 5 minutos al día, durante cinco días, desembocan en un aumento de las glándulas suprarrenales de hasta el 38 % (Welch y Welch, 1969; véase también la figura 11-6). El sis-



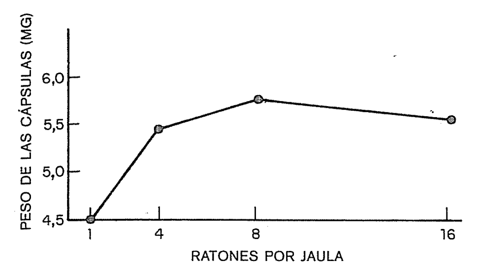


Figura 11-6

Aumento del peso de las glándulas suprarrenales de ratones, a medida que sube la acumulación en jaulas de laboratorio. Esta respuesta se da generalmente cuando los mamíferos sufren tensión por prolongados períodos, y está asociada con un aumento en la producción de esteroides a partir de la corteza de las cápsulas. (Tomado de Davis, 1964.)

tema permanece estabilizado pero, si la hipótesis de Selye es correcta, la tensión continuada lleva al animal hasta la tercera etapa, patológica.

3. *Etapa de agotamiento.* El cuerpo no es capaz de soportar la exposición a cargas elevadas de corticosteroides. Aunque las hormonas lo protejan en cierto modo, lo debilitan en otros. Así pues, grandes cantidades de corticosteroides antiinflamatorios pueden hacer que el animal sobreviva a una emergencia evitando las inflamaciones excesivas, pero a largo plazo, la misma acción aumenta las posibilidades de infección. Los esteroides proinflamatorios y antiinflamatorios podrían anular los efectos de los otros durante un tiempo, pero concentraciones elevadas de ambos podrían ocasionar daños en el hígado. La evidencia de esta «enfermedad de adaptación» proviene de los efectos patológicos inducidos por la implantación de grandes cantidades de corticosteroides en animales de laboratorio. Que la fase degenerativa del síndrome general de adaptación se produzca comúnmente en la Naturaleza o no, constituye aún un motivo de controversia (Turner y Bagnara, 1971). Se han demostrado correlaciones de formas diversas entre niveles de cortiscosteroides y fertilidad reducida, producción decreciente de anticuerpos, fallos renales y resistencia disminuida frente a las tripanosomiasis y otras enfermedades (Christian, 1955); Noble, 1962; Jackson y Farmer, 1970; D. von Holst, 1972a, b). Estos resultados están de acuerdo con la hipótesis de Sayle pero, en ausencia de demostración de una causalidad directa no la prueban. Como consecuencia, la cadena secuencial de causalidad postulada por J. J. Christian y otros, que va desde un aumento en la densidad de población hasta la interacción agresiva, y desde una producción adrenocortical hasta el control de la población, debe considerarse también como especulativa. Es posible reproducir esta cadena en poblaciones de laboratorio, pero estamos lejos de demostrar que el fenómeno exista en la Naturaleza (véase el cap. 4).

El tema de la endocrinología del comportamiento ha sido dominado casi en exclusiva por los estudios con vertebrados. Quizás pudiera sorprender al lector el aprender que esta circunstancia podría justificarse totalmente. No hay evidencia, al menos por lo que yo sé, de que algún sistema hormonal regule el comportamiento agresivo en los invertebrados, insectos incluidos (véase también Barth, 1970, y Truman y Riddiford, 1974). Ewing (1967) ha informado que la muerte en la cucaracha *Naupheta* está asociada a una tensión inducida por la agresión, pero esto no implica de ninguna forma un sistema endocrino. Además, aunque el desarrollo de diferencias sexuales en los insectos esté mediado por hormonas, los efectos fisiológicos directos no se conocen todavía lo bastante como para incluir la alteración de la agresividad.

AGRESIÓN HUMANA

La agresión humana ¿es adaptativa? Desde el punto de vista de los biólogos parece ser que sí. Cuesta creer que cualquier característica tan extendida y fácilmente invocada en una especie como el comportamiento agresivo lo es en el hombre, pueda ser neutra o negativa en cuanto a sus efectos sobre la supervivencia del individuo y sobre la reproducción. Con toda seguridad, la agresividad abierta no es un rasgo en todas, ni siquiera en la mayoría de culturas humanas. Pero en orden a ser adaptativa, basta que los modelos agresivos sean evocados sólo bajo ciertas condiciones de tensión, como las carestías de alimentos y las elevadas densidades periódicas de población. Tampoco importa que la agresión sea totalmente innata, o que se haya adquirido total o parcialmente por aprendizaje. En la actualidad somos lo bastante sofisticados para saber que la capacidad de aprender ciertos comportamientos es un rasgo en sí mismo genéticamente controlado y luego evolucionado.

Esta interpretación, que se desprende de nuestra información relativa a la agresión tipificada en otras especies animales, es al mismo tiempo muy distante de la sanguinaria visión de la agresividad innata que expresó Raymond Dart (1953), y que tanta influencia tuvo en autores posteriores:

> Los archivos salpicados de sangre y plagados de carnicerías de la historia humana, desde los primeros anales egipcios y sumerios hasta las más recientes atrocidades de la Segunda Guerra Mundial, están de acuerdo con el primitivo canibalismo universal, con las prácticas sacrificiales de animales y seres humanos o sus sustitutos en las religiones formalizadas, y con el escalpado, caza de cabezas, mutilación de cuerpos y prácticas necrofílicas de la estirpe humana, al proclamar este deseo desordenado y diferenciador de sangre de los semejantes, esta marca de Caín que separa al hombre dietéticamente de sus parientes antropoides y los une al más mortífero de los carnívoros.

Esto es muy dudoso desde los puntos de vista antropológico y genético. Es igualmente erróneo, sin embargo, aceptar alegremente el punto de vista opuesto, expuesto por muchos

antropólogos y psicólogos (por ejemplo, Montagu, 1968), en el sentido de que la agresividad es sólo una neurosis puesta a flote por circunstancias anormales y por tanto, con una implicación no adaptativa por parte del individuo. Cuando T. W. Adorno, por ejemplo, demostró (en *The Authoritarian Personality*) que los camorristas tienden a proceder de familias donde el padre era un tirano y la madre una personalidad sumergida, identificó sólo uno de los factores ambientales que afectan a la expresión de ciertos genes humanos. El hallazgo de Adorno no dice nada acerca de la adaptatividad del rasgo. El comportamiento camorrista, conjuntamente con otras formas de respuesta agresiva a la tensión y a ambientes sociales desusados, podría muy bien ser adaptativo, o sea, programado para aumentar la supervivencia y la reproducción de los individuos en situaciones de tensión. Un paralelo significativo puede conservarse en el comportamiento de los macacos rhesus. Los individuos criados en condiciones de aislamiento desarrollan una agresividad incontrolada que frecuentemente conduce al daño físico. Seguramente, esta adaptación es una neurosis y no es adaptativa para los individuos cuyo desarrollo del comportamiento haya sido mal dirigido de esta forma. Pero esto no disminuye la importancia del hecho bien conocido de que la agresión es una forma de vida y un importante mecanismo estabilizador en las sociedades de rhesus en libertad.

Esto nos lleva al tema del síndrome de la aglomeración y a la patología social. Leyhausen (1965), gráficamente, ha descrito lo que sucede al comportamiento de los gatos cuando están sujetos a una aglomeración no natural: «Cuanto más reducido es el confinamiento, menor es la jerarquía relativa. Eventualmente surgen déspotas y "parias", y estos últimos son llevados hasta el frenesí y todo tipo de comportamientos neuróticos, mediante continuos ataques sin piedad por parte de los demás; la comunidad se lanza a un lamentable movimiento. Todos ellos raras veces se relajan, nunca descansan y hay bufidos, gruñidos e incluso peleas continuamente. El juego se detiene del todo, mientras que la locomoción y el ejercicio se reducen a un mínimo». Efectos aún más espectaculares fueron observados por Calhoun (1962) en sus poblaciones de laboratorio experimentalmente superpobladas de ratas de alcantarillado. Además del hipertensivo comportamiento observado en los gatos de Leyhausen, algunas de las ratas desarrollaron hipersexualidad y homosexualidad, enzarzándose en el canibalismo. La construcción del nido fue comúnmente atípica y no funcional, mientras que la mortalidad infantil entre las madres más molestadas llegó a ser hasta del 96 %.

Semejante comportamiento es obviamente anormal. Tiene unos paralelos muy próximos en algunos de los aspectos más terribles del comportamiento humano. Existen algunas similitudes claras, por ejemplo, entre la vida social de las ratas de Calhoun y la de los pueblos con gran aglomeración y los campos de concentración, dramatizadas tan implacablemente, por ejemplo, en las novelas *Andersonville* y *King Rat*. No debemos confundirnos, sin embargo, pensando que si la agresión alcanza espectaculares cotas bajo condiciones de densidad, sea no obstante no adaptativa. Una circunstancia mucho más probable para cualquier especie agresiva dada, y una de las que yo sospecho ser cierta en el caso del hombre, es que las respuestas agresivas varían de acuerdo con la situación, de una forma genéticamente programada. Es la forma total de respuestas lo que es adaptativo y ha sido seleccionado en el transcurso de la evolución.

La lección para el hombre es que la felicidad personal tiene muy poco que hacer en todo esto. Es posible ser muy desdichado y muy adaptativo. Si deseamos reducir nuestro propio comportamiento agresivo, y rebajar nuestras concentraciones de catecolaminas y corticosteroides hasta niveles que nos hagan más felices, deberíamos diseñar nuestras densidades demográficas y sistemas sociales de forma que la agresión se hiciera impropia en la mayor parte de circunstancias cotidianas concebibles y por tanto, menos adaptativa.

Capítulo 12

Espaciamiento social, incluyendo al territorio

Algunos animales, por ejemplo invertebrados planctónicos, vagan por la vida sin puntos fijos de referencia en el espacio. Contactan con otros miembros de la especie solo fugazmente como cónyuges sexuales y sirven con brevedad, sino en absoluto, de padres. Otros animales, incluyendo a casi todos los vertebrados y un buen número de los invertebrados más avanzados desde un punto de vista de comportamiento, dirigen sus vidas de acuerdo con reglas precisas de posesión del terreno, espaciamiento y dominación. Estas reglas median el esfuerzo por la superioridad competitiva. Son mecanismos capacitadores que aumentan la eficacia biológica personal o inclusiva. Para comprender estas reglas es preciso empezar por una elemental clasificación de las relaciones sociales especiales en las que están implicadas:

Espacio total de actividad: toda el área cubierta por un individuo a lo largo de su vida (Goin y Goin, 1962).

Área de actividad: área a través de la que aprende un animal y por la que patrulla habitualmente (Seton, 1909; Burt, 1943). En algunos casos puede ser idéntica al espacio total de actividad, o sea, que un animal se familiariza con un área y jamás la abandona. Muchas veces, el área de actividad y el territorio son la misma cosa, significando que el animal excluye a otros miembros de la misma especie de la primera. En la gran mayoría de especies, sin embargo, el área de actividad es mayor que el territorio, y el espacio total de actividad es mucho mayor que ambas. De ordinario, el área de actividad se patrulla en búsqueda de alimento, pero además, puede contener puestos de vigilancia, puestos olorosos, y refugios de emergencia. También puede compartirse por los miembros de un grupo social integrado.

Área nuclear: es la zona de la que se hace un mayor uso regular dentro del área de actividad (Kaufmann, 1962; véase la figura 12-1). Las áreas nucleares pueden delimitarse con confianza en especies tales como babuinos y coatís, en las que están asociados con lugares de descanso localizados en una posición más o menos central del área de actividad. Fundamentalmente, sin embargo, los límites precisos tanto del área de actividad como del área nuclear, son arbitrarios, dependiendo del tiempo que un observador invierta en el campo y del número mínimo de veces que requiera que un animal visite una localidad dada en orden a que ésta sea incluida. La solución del problema, según apuntaron Jennrich y Turner (1969), es simplemente definir un área de actividad como el área de la subregión más pequeña del espacio total de actividad que cuenta para una proporción especificada de la utilización sumada. Una proporción menor puede seleccionarse para circunscribir el área nuclear como cualquier subregión donde las visitas sean muy desproporcionadas. Ambas especificaciones deberían mostrarse más útiles comparando sociedades o los sistemas sociales de especies diferentes.

Territorio: es el área ocupada más o menos exclusivamente por un animal o grupo de ellos, mediante la repulsión a través de una defensa abierta o mediante la advertencia (Noble, 1939; J. L. Brown, 1964; Wilson, 1971b). Tal como demostraré en

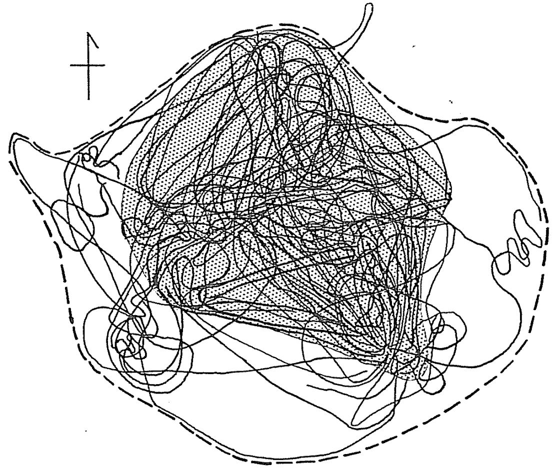


Figura 12-1

Viajes de una banda de coaties en la isla de Barro Colorado, durante un periodo de nueve meses. El área de actividad está delimitada por una línea discontinua, mientras que el área nuclear está punteada. Esta última es simplemente la parte arbitrariamente delimitada del área de actividad, que sufre un uso más intenso. El diámetro máximo (este-oeste) de esta área de actividad en particular, fue de 700 m. La línea que se extiende más allá del límite Norte del área de actividad, representa un incidente aislado, en que la banda pareció perderse. (De Kaufmann, 1962. Originalmente publicado por University of California Press; tomado con el permiso de los Regentes de la Universidad de California.)

una discusión posterior, esta definición no es sino una matización de las muchas avanzadas durante los pasados veinte años. Esta se ha seleccionado aquí debido a que se ajusta al concepto intuitivo de la mayor parte de investigadores y, lo que es más importante, es la más práctica en cuanto a aplicación. El territorio necesita ser una parte fija de la geografía. Puede ser de naturaleza «flotante» o *espacio-temporal*, significando que el animal defiende sólo el área donde está en un momento determinado, o durante un cierto tiempo o día, o ambas cosas.

Distancia individual (distancia social): es la distancia mínima a la que rutinariamente se mantiene un animal de los otros miembros de la misma especie (Hediger, 1941, 1955; Conder, 1949). Cada especie presenta una distancia mínima característica que puede medirse cuando los animales no están en sus territorios. La medición carece de sentido en los territorios, ya que la distancia mínima a los vecinos más cercanos cambia continuamente a medida que el animal se mueve dentro de su territorio. Fuera del territorio, la distancia individual varía desde cero en las especies que se agrupan, hasta un metro o más en algunas grandes aves y mamíferos. Cuando esta distancia es mayor que cero, el animal aumenta el espaciamiento ya sea apartándose del vecino que se pasa del límite o expulsándolo. Las distancias individuales no deben confundirse con la *distancia de huida*, que es la distancia mínima a la que un animal dejará que se aproxime un depredador antes de escapar (Hediger, 1950).

Dominación: es la aserción de un miembro del grupo por encima de otro al adquirir acceso a una porción de alimento, a una pareja, a un lugar de ostentación, a un lugar de descanso o a cualquier otro requisito que aumente la eficacia biológica del individuo dominante (véase el capítulo 13).

Cuando se comparan los comportamientos de muchas especies animales, sus manifestaciones separadas de área de actividad, territorio, distancia individual y dominación, se considera que constituyen series contiuamente graduadas. Cada especie ocupa su propia posición a lo largo de los gradientes. Algunas se acompasan a un gran segmento de uno o más de los gradientes, usándolos como escalas de comportamiento para proporcionar respuestas variables a un ambiente oscilante. Otras se fijan en un punto.

Vamos ahora a utilizar la clasificación como una red donde recoger los fenómenos y analizar sus adaptatividades, empezando por la distancia individual como forma más simple y avanzando eventualmente hasta la dominación. Al final, en el capítulo 13, volveremos atrás hacia los conceptos de gradientes y escalamiento.

DISTANCIA INDIVIDUAL

Paul Leyhausen usó la siguiente fábula germana para clarificar el significado de la distancia individual: «Una noche muy fría, un grupo de puerco espines se reunieron para calentarse. Sin embargo, sus púas hicieron inconfortable la proximidad, por lo que volvieron a separarse y se enfriaron. Después de ir repetidamente de aquí para allá, encontraron una distancia a la que podían permanecer cómodamente calientes sin pincharse. A esta distancia la llamaron a partir de entonces decencia y buenas maneras».

La distancia individual es el acierto de compromiso por el que los animales se ven atraídos hacia los miembros de su misma especie y repelidos al mismo tiempo por ellos a cortas distancias. Unos pocos animales sociales no observan ninguna distancia en absoluto. El pardete *Mugil cephalus*, por ejemplo, nada en apretados cardúmenes tocándose repetidamente con sus cuerpos, mientras que los miembros de muchos insectos y serpientes forman agregaciones invernantes por el simple método de apilarse unos sobre otros. Pero la mayor parte de animales observan una distancia más o menos precisa que es una característica de las especies (véase la figura 12-2). La golondrina *Hirundo rustica* mantiene 15 cm, la gaviota reidora

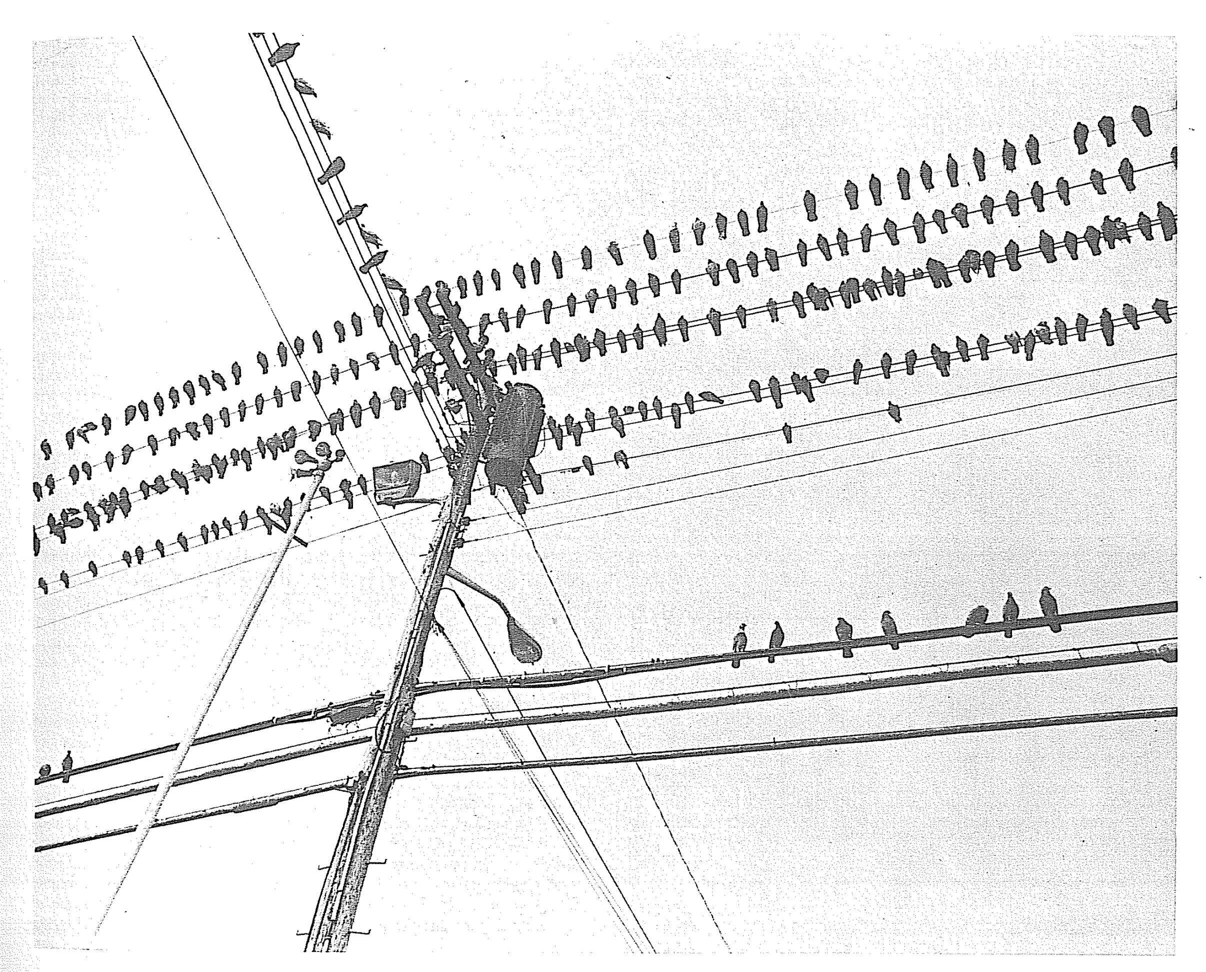


Figura 12-2
Distancia individual en las palomas domésticas. (Fotografía de Stanley Baumer.)

común *Larus ridibundus* 30 cm, el flamenco *Phoenicopterus ruber* 60 cm y la grulla *Grus canadensis* 175 (Hediger, 1955; Miller y Stephen, 1966). Cuando los animales son juntados por un experimentador, rápidamente se diseminan hasta que vuelven a observar la distancia correcta para la especie. Bovbjerg (1960) halló que la tasa de dispersión en el cangrejo del Pacífico *Pachygrapsus crassipes* está en función directa de la densidad inicial, alcanzando cero cuando el espaciamiento

normal se obtiene. Cuando las larvas de fríganos se fuerzan a estar demasiado juntas, luchan entre sí mientras se dispersan, deteniéndose cuando están lo bastante lejos entre sí como para hilar un nido con forma de embudo para cazar insectos, sin interferirse mutuamente (Glass y Bovbjerg, 1969). Si son forzadas a una anormal proximidad en jaulas, muchas clases de mamíferos, incluidos los macacos rhesus, tienden a compensarla invirtiendo muchas horas ocultándose de los demás tras cualquier objeto disponible, o incluso mirando al suelo o por las ventanas.

La distancia individual también puede mantenerse mediante factores puramente químicos. Los adultos del escarabajo de la harina *Tribolium confusum* agregados a bajas densidades de población, se distribuyen aparentemente al azar y a una densidad intermedia, distribuyéndose uniformemente a densidades elevadas (Naylor, 1959). El último efecto se debe evidentemente a la secreción de quinonas, las cuales actúan como repelentes por encima de cierta concentración. Loconti y Roth (1953) han demostrado que estas sustancias están producidas por glándulas abdominales y torácicas y, en el caso de *T. castaneum*, están primariamente compuestas por dos quinonas. Un efecto similar podría ser el responsable de la dispersión de los jóvenes miriápodos pertenecientes al género *Zinaria*, que segregan una sustancia, aparentemente gas hidrociánico, durante la dispersión a partir de sus agregaciones iniciales. Sin embargo, la evidencia es anecdótica.

Edward Hall (1966), explorando las implicaciones de este principio zoológico en los seres humanos, sugirió la necesidad de una disciplina de «proxémica», el estudio sistemático de la utilización del espacio como componente especializada de la cultura. Hall arguyó que el hombre civilizado usa paredes para proporcionar un sentido de espacio adecuado en sus habitáculos densos «artificiales». Las culturas difieren en gran medida en cuanto a sus circunstancias individuales. Los pueblos mediterráneos, incluyendo al francés, toleran el apiñamiento en restaurantes y otros lugares de reunión, permaneciendo más próximos cuando están hablando que los europeos del norte. En consecuencia, un inglés probablemente considere a un italiano tosco y atrevido, mientras que bajo el punto de vista de éste último, el inglés será frío y descortés. El concepto germano de las ocupaciones privadas difiere de la idea espacial de la mayoría de las otras culturas y permite el proceso mental de la existencia cotidiana germana.

> El ego germano es extraordinariamente expuesto e intentará a toda costa preservar su «esfera privada». Esto se observó durante la Segunda Guerra Mundial, cuando los soldados americanos tuvieron oportunidad de observar a los prisioneros germanos bajo diversas circunstancias. En una ocasión, en el medio oeste, los prisioneros de guerra alemanes fueron alojados en grupos de cuatro en pequeñas chozas. Pues bien, en cuanto tuvieron materiales a su disposición, cada prisionero construyó unos compartimientos donde podía disponer de *su propio espacio*...
>
> Las construcciones públicas y privadas en Alemania presentan a menudo dobles puertas para preservarlas del ruido, como en muchas habitaciones de hotel. Además, la puerta se toma muy en serio por los alemanes. Aquellos que van a América sienten que sus puertas son ligeras y endebles. Los significados de puerta abierta y cerrada son completamente distintos en ambos países. En las oficinas, los americanos dejan las puertas abiertas; los alemanes las cierran. En Alemania, una puerta cerrada no significa que el hombre que se halla tras de ella quiera estar solo o no ser molestado, o que esté haciendo algo que no quiera que vean los demás. Simplemente, los alemanes piensan que una puerta abierta es algo desordenado y desaliñado. (Hall, 1966)

Los estudios de Hediger (1950, 1955) sobre animales domésticos y en zoológicos han demostrado lo compleja y equilibrada que puede ser la distancia individual en otros mamíferos. Una oveja pasta con su cabeza hacia abajo manteniendo su cuerpo a unos 60° de su vecino más próximo, mientras se mueve para mantener la distancia individual característica. La atención del animal está constantemente dividida entre el alimento y sus vecinos. Cuando el pasto se hace escaso, se rompen las ataduras y la manada se esparce para formar nuevos modelos al azar. Para manejar a los leones y a los tigres, los domadores en los circos explotan el delicado equilibrio mental entre fuga y agresión. Un león en una jaula se aleja del domador cuando se acorta la distancia de huida, y sigue retrayéndose hasta que se golpea contra las rejas. Cuando el domador estrecha la distancia individual, el león empieza a acercarse furtivamente hacia éste. Si el domador se echa atrás, situando un utensilio frente a él, el león saltará por encima del obstáculo. El acto se basa en un juicio de cuántos centímetros de distancia los grandes felinos avanzarán o se retirarán. Los látigos y las pistolas con salva sirven de poco más que de recursos escénicos.

UNA ESPECIE TERRITORIAL «TÍPICA»

En la figura 12-3 puede verse un despliegue de amenaza mutua entre dos machos del blénido *Chaenopsis ocellata*, ilustrando lo que los zoólogos consideran como una de las características más generales del comportamiento agresivo, y particularmente del comportamiento territorial. Para el lector no familiarizado con la historia natural de la territorialidad, este pez proporciona una interesante introducción. La conducta ostentada es «típica» de la mayoría de especies: 1) está más completamente desarrollado en los machos adultos; 2) existe un área claramente delimitada dentro de la cual el macho empieza a ostentar hacia los intrusos de la misma especie, sobre todo otros adultos machos; 3) el macho residente —o, como en estos blenios, el mayor— usualmente gana la contienda; 4) algunos de los más conspicuos y elaborados comportamientos de todo el repertorio de las especies, se producen durante estos intercambios particulares; 5) las posturas hacen que el animal parezca mayor y más peligroso; 6) los intercambios están en su mayoría limitados a la jactancia, e incluso si se llega a la pelea, ésta no desemboca de ordinario en lesiones o en la muerte. Tal y como veremos, casi todas estas generalizaciones son violadas por otras especies. Por el momento, sin embargo, vamos a examinar el ejemplo de *Chaenopsis* como algo más que básico.

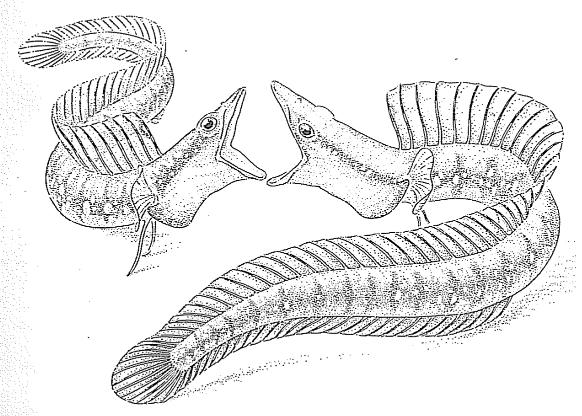


Figura 12-3
Ostentación territorial y lucha entre dos blenios machos de la especie Chaenopsis ocellata. *(De Wilson y col., 1973. Basado en Robins, Phillips y Phillips, 1959.)*

Chaenopsis ocellata es un pequeño pez de 7 cm de longitud, que vive en el fondo de las aguas poco profundas de la orilla, desde el sudeste de Florida hasta Cuba. Los machos ocupan los refugios abandonados de los anélidos. La aproximación de cualquier animal a menos de 25 cm excita el interés del macho, que levanta la cabeza y eriza su aleta dorsal. Si el intruso pertenece a la misma especie y es macho, la postura de alerta se transforma en una ostentación de amenaza completamente escalonada, marcada por un rápido aumento del ritmo respiratorio, un intenso oscurecimiento de las partes espinosas de la aleta dorsal y de la cabeza, extensión de las pectorales, y finalmente, extensión de las azules membranas branquiostegales y amplia apertura de la boca. En la mayor parte de casos esta dramática transformación basta para hacer que el intruso se retire. Si éste persiste en su camino hacia adelante, el macho residente inicia el ataque. Ambos blenios se encuentran morro contra morro y luego elevan las dos terceras partes de sus cuerpos sobre el sustrato, ondulando sus colas como soporte. Las bocas se abren ampliamente y se ponen en contacto, las membranas se mantienen fuertemente extendidas, y las aletas pectorales se mueven con rapidez para mantener la posición. Si ambos peces son casi iguales en tamaño, pueden ascender y caer en su combate ritualizado sin perder el contacto oral. Si un macho es más pequeño, usualmente se retira después del primer contacto ascendente. El ganador es el que bruscamente echa la cabeza a un lado y coacciona con dureza. El perdedor entonces bruscamente pliega su aleta dorsal y la membrana branquiostegal, perdiéndose el contacto a medida que ambos machos caen hacia el fondo. Sin daños, el macho vencido abandona la escena. Los *Chaenopsis ocellata* hembra no son desafiadas por los machos residentes. Muy probablemente la tolerancia hacia ellas es el preludio del cortejo durante la época de celo (Robins y col., 1959).

HISTORIA DEL CONCEPTO DE TERRITORIO

Aristóteles y Plinio notaron la demarcación y defensa de los territorios por parte de las aves macho, redescubriéndose el fenómeno esporádicamente a través de los primeros siglos de la ciencia moderna. En Roma, en 1622, G. P. Olina hizo comentarios sobre el «dominio absoluto» de los ruiseñores. John Ray, después de leer a Olina, escribió en 1678: «Es propio de este pájaro en su primera venida el ocupar y tomar un lugar como su dominio absoluto, dentro del cual no admitirá a ningún otro ruiseñor que no sea su pareja.» Gilbert White quizás fuera el primero en percibir el efecto del territorio sobre la densidad de población. En febrero de 1774, escribió a Daines Barrington que «durante la estación amorosa, prevalece una celosía entre los pájaros macho que apenas pueden soportar estar juntos en un mismo seto o terreno. La mayor parte de los cantos y regocijos por este tiempo parecen ser el efecto de la rivalidad y la emulación: y es a esta celosía a lo que principalmente atribuyo la igual dispersión de las aves en primavera por todo el campo.»

El moderno estudio del territorio puede decirse que empezó con la publicación de *Der Vogel und sein Leben* en 1868, por Johann Bernard Theodor Altum, Altum, profesor de Münster que pasó posteriormente al colegio de selvicultura de Eberswalde. Una traducción y comentario de las partes pertinentes la proporciona Ernst Mayr (1935). El libro de Bernard Altum fue escrito en buena parte como respuesta al de Alfred Brehm *Das Leben der Vögel* (1867), donde se describían a los pájaros como si sintieran y pensaran como los seres humanos. Altum insistió en la frase *Animal non agit, agitur* (los animales no actúan, son influidos, es decir, responden a estímulos y a impulsos, incluyendo los territoriales). Percibió claramente no sólo las consecuencias de la población sino también el valor adaptativo individual de la territorialidad: «Si una localidad produce una gran cantidad de alimento, como el resultado de condiciones favorables de suelo, vegetación y clima, el tamaño de los territorios puede reducirse hasta cierta medida. Denominamos a estas localidades terrenos excelentes para ruiseñores, carriceros, etc., pero incluso aquí no pueden estar ausentes los vínculos territoriales. No es del todo notable que para cada especie avícola el tamaño de estos territorios necesarios se ajuste a sus exactos requerimientos ecológicos y a su específica alimentación. Mientras que por ejemplo los halietos tienen un territorio con un diámetro de una hora a pie, una pequeña parcela de bosque basta para el carpintero, y un solo acre de breñal para el carricero. Todo esto está bien equilibrado y proyectado.»

En 1903, C. B. Moffat, escribiendo acerca del comportamiento del petirrojo, introdujo la palabra «territorio» en la literatura científica inglesa. Pero fue H. Eliot Howard en su célebre *Territory in Bird Life* (1920) y trabajos posteriores, quien finalmente dio principio a lo que Altum se había dejado. Aquí está la forma en que expresó las intrincadas acciones recíprocas de las respuestas agresivas y sexuales en los calamones:

> El problema es pues realizar un ataque persistente con una respuesta relevante en la charca con una respuesta libre y sin ataque en la pradera. Diré que recuerda a su pareja, y por consiguiente no tiene interés en otras hembras. Entonces, si la hembra, de memoria, excluye a otros machos como objetos de interés, también los excluye como objetos de ataque; si sólo los excluye como objetos de interés sexual, no está de acuerdo con lo que el macho hace en la pradera, y no nos dice el porqué del ataque de éste; si ella, y nada más, lo excita al ataque del extraño, no hay ajuste de cuentas por la forma en que él limita el ataque a una región; y si sólo es la región lo que lo excita a atacar, lo único para lo que sirve es el dañar sus probabilidades de apareamiento. Pero si el macho está libre, ningún otro tendrá nada que temer. Por tanto, el macho se guía por su percepción de tres cosas el macho extraño, su pareja y la charca; pero ninguna de ellas por sí misma desencadenará el ataque. (*A Waterhen's Worlds.* 1940)

Puede decirse que Howard realizó tres principales contribuciones al estudio del territorialismo en las aves. La primera de ellas es que sujetó el comportamiento a una búsqueda sistemática, revelando una sorprendente riqueza de detalles y variación entre las especies de aves. Estos detalles los atribuyó a adaptaciones separadas de las especies a su ambiente. En el transcurso de su revisión, Howard notó que la agresión también se da entre especies, con una hostilidad máxima entre las más estrechamente relacionadas. En segundo término, Howard articuló las fuertes conexiones que existen entre ostentación agresiva territorial y cortejo. Anticipose a Fraser Darling al postular que las ostentaciones entre miembros de una pareja sincronizan sus condiciones reproductivas. Finalmente, Howard extendió y reforzó la idea de que la territorialidad establece un límite superior para la densidad de las poblaciones de aves.

Desde 1920, el número de estudios dedicados a la territorialidad ha crecido exponencialmente, y hoy en día, con la agresión y la dominación, constituye uno de los tópicos más intensamente investigados de la Sociobiología. El comportamiento territorial ha sido documentado en todos los grupos principales de vertebrados y en muchos invertebrados. Para completar este breve estudio histórico, hay que citar otras cinco contribuciones más recientes que son especialmente notables por su originalidad e impacto.

1. Margaret M. Nice (1937, 1941, 1943). Sus estudios sobre la historia vital y comportamiento del chingolito melodio (*Melospiza melodia*) fueron desusados en su tiempo por su objetividad y esmero. Ayudaron a establecer nuevos patrones para la investigación de campo en Sociobiología, incluyendo la descripción de los comportamientos reproductor y territorial.

2. C. R. Carpenter (1934, 1940). En sus estudios con los monos aulladores de Panamá y los gibones de Tailandia, Carpenter estableció la importancia de la territorialidad en la vida social de los primates no humanos. Además, reconoció la territorialidad de grupo como un fenómeno distinto de la individual o de pareja.

3. W. H. Burt (1943). En su corto artículo, Burt explícitamente distinguió el área de actividad del territorio y subsecuentemente ayudó a sortear una gran cantidad de datos confusos sobre el comportamiento de los mamíferos.

4. G. A. Bartholomew y J. B. Birdsell (1953). Este ensayo, uno de los primeros esfuerzos para reconstruir la ecología del hombre primitivo, incluía la especulación del comportamiento territorial en *Australopithecus*. Los autores postularon que el territorio servía de mecanismo regulador principal cuando las poblaciones de australopitécidos se hallaban en un equilibrio demográfico aproximado.

5. R. A. Hinde (1956). Al revisar las evidencias relativas a las aves, acumuladas a mediados de la década de los cincuenta, Hinde puso en aprietos la heterogénea calidad de los comportamientos que constituyen la territorialidad y las múltiples funciones para las que probablemente sirvan. También demostró que buena parte de las evidencias existentes eran ambiguas, desafiando a los ornitólogos y otros a ingeniar pruebas más rigurosas en sus estudios de campo.

LAS MÚLTIPLES FORMAS DEL TERRITORIO

La territorialidad, como otras formas de agresión, ha adoptado diversas formas en distintas líneas evolutivas para servir a varias funciones. Y como la agresión en general, ha resultado ser difícil de definir de forma que abarque cómodamente todas sus manifestaciones. El problema se simplifica, sin embargo, cuando nos damos cuenta de que los autores previos han tendido a citar propósitos cruciales. Unos pocos han definido el territorio en términos de función económica: se dice que territorio es el área utilizada exclusivamente por el animal, independientemente de los medios por los cuales lleva su aislamiento. Pitelka (1959), por ejemplo, arguyó que «La importancia principal del territorio reside no en el mecanismo (defensa abierta u otra acción) por el que el territorio llega a ser identificado con su ocupante, sino en el grado en que aquél es utilizado exclusivamente por éste.» Una mayoría de biólogos, en contraste, definen territorio como el mecanismo por el cual se mantiene la exclusividad, sin hacer referencia a su función. Siguen la simplificación de G. K. Noble (1939) sobre el concepto de territorio de Eliot Howard definiendo el territorio como cualquier área defendida. O, usando la frase alternativa de D. E. Davis, el comportamiento territorial es simplemente rango social sin subordinados.

Estoy convencido de que esta vez la mayoría acierta por razones prácticas, en el sentido de que la defensa debe ser el carácter diagnóstico de la territorialidad. Para ser más pre-

cisos, territorio debería definirse como el área ocupada más o menos exclusivamente por los animales o grupos de ellos mediante la repulsión a través de la agresión abierta o la advertencia. Sabemos que la defensa varía gradualmente entre las especies desde una exclusión agresiva inmediata de los intrusos hasta el uso más sutil de puntos señalizadores con sustancias químicas, no acompañados de desafíos o ataques.

El mantenimiento de los territorios mediante comportamiento agresivo ha sido bien documentado en una gran diversidad de animales. Las libélulas de la especie *Anax imperator*, por ejemplo, patrullan las charcas donde han depositado los huevos y expulsan a otras libélulas de su especie, así como las de *Aeschna juncea*, similar a la primera, mediante ataques lanzados sobre las alas (Moore, 1964). Orians (1961b) halló que el mirlo tricolor *Agelaius tricolor* es excluido por el de alas rojas *A. phoeniceus* en el oeste de Estados Unidos, mediante un tipo distinto de interacción. Las colonias de la primera especie no defienden los territorios y son consecuentemente diseminadas por los aparentemente menos favorables sitios donde anidar no asegurados por los agresivos machos de *A. phoeniceus*.

Un mecanismo de alguna forma menos directo de mantenimiento del territorio es la repetición de la señalización vocal. Ejemplos familiares incluyen a algunos de los más monótonos cantos de los grillos y de otros ortópteros (Alexander, 1968), batracios (Blair, 1968), y aves (Hooker, 1968). Semejante vocalización no está dirigida a los intrusos individuales, sino que es difundida como una advertencia territorial. Una forma incluso más circunspecta de advertencia es la observada en los «postes de señales» olorosos depositados en puntos estratégicos dentro del área de actividad de los mamíferos. Leyhausen (1965) apuntó que las áreas de caza de los gatos domésticos individuales se solapan considerablemente, y que más de un individuo contribuye a menudo al mismo poste de señales en instantes distintos. Oliendo las deposiciones de los que han pasado antes, y juzgando la duración de la extinción de las señales olorosas, el gato a la búsqueda de comida es capaz de realizar un cálculo de las cuestiones referentes a sus rivales. A partir de esta información, decide si es mejor abandonar la vecindad, proceder con cautela, o seguir adelante con toda confianza. Advertencias comparables han sido observadas en los insectos. Después de que las cresas hembra de la mosca de la manzana *(Rhagoletis pomonella)* depositan los huevos debajo de la piel de la manzana, arrastran sus extendidos abdómenes por la superficie del fruto durante alrededor de 30 segundos, mientras dejan una feromona. El olor basta para detener a otras hembras y que no depositen sus huevos en la misma manzana, durante un tiempo que puede llegar hasta los cuatro días, dando a las larvas de la primera hembra una ventaja decisiva (Prokopy, 1972).

No tenemos la información necesaria para decidir si las tierras ocupadas son generalmente denegadas en ciertas ocasiones a los otros miembros de la especie por medio de advertencias químicas. Los estudiosos del comportamiento animal han centrado su atención, naturalmente, sobre las formas más espectaculares de comportamiento agresivo que surgen durante las confrontaciones. Cuando este comportamiento falta, uno está tentado a postular que la exclusión se consigue por advertencia de una u otra forma. Queda por apuntar que el uso exclusivo del terreno tiene que deberse a uno u otro de los cinco fenómenos siguientes: 1) defensa abierta, 2) repulsión por advertencia, 3) selección de distintos tipos de zonas donde vivir por parte de diferentes formas de vida o morfos genéticos, 4) esparcimiento lo bastante difuso de individuos a través de efectos aleatorios de dispersión, o 5) alguna combinación de estos efectos. Donde hay interacciones entre animales, específicamente entre las dos primeras condiciones apuntadas, podemos decir que el área ocupada es un territorio.

En los animales longevos y dotados de buena memoria, la exclusión territorial puede estar basada en los episodios que se produjeron antes de que los observadores humanos aparecieran en escena. La literatura mastozoológica está llena de relatos de sistemas sociales «no territoriales» que bien pudieran haber pasado por períodos de exclusión más abierta no conocidos por el investigador. Las manadas de ciervos de Fraser Darling, por ejemplo, no mostraron ostentaciones abiertas durante las veces que las observó aunque cada una ocupaba una distribución exclusiva; pero las distribuciones fueron fijadas antes de que empezara el período de estudio. En St. Kilda, grupos salvajes de ovejas se ha visto que ocupan exclusivamente áreas nucleares por períodos de cinco años sin encuentros agresivos en apariencia (Grubb y Jewell, 1966). Schenkel (1966a) concluyó que los rinocerontes negros no son territoriales. Estos grandes animales señalizan postes olorosos con sus heces y orina, y muestran «excitación» cuando se encuentran frente a frente o huelen los postes. Schenkel concedió que existe una componente ocasional de agresión en los encuentros, pero creía que la comunicación realmente expresa «una atmósfera de familiaridad o solidaridad». Las últimas poblaciones salvajes de osos pardos en Europa, localizadas en los Alpes Tiroleses del norte de Italia, también han sido consideradas no territoriales, pero sobre evidencias incluso más endebles (Krott y Krott, 1963).

Todos estos ejemplos negativos deben considerarse como inclusivos. Esto no quiere decir que la posesión privada no pueda mantenerse sin una exclusión activa o advertencia, lo único que la evidencia negativa no es decisiva. Los episodios que establecen los lazos territoriales y las relaciones de dominación pudieran haber tenido lugar hace años. Donde las regiones están ocupadas por familias y grupos enteros que las pasan a sus descendientes por tradición, la exclusión sólo podría producirse una vez en muchas generaciones. Además, cuando las poblaciones están por debajo de la densidad permitida por la capacidad de sostén del ambiente, la defensa territorial puede cambiarse o suspenderse temporalmente. Por fortuna, el estudioso de los mamíferos no necesita toda una vida para someter a prueba estas hipótesis. Si una u otra de las ideas es correcta, el conflicto territorial debería ser fácil-

Tabla 12-1

Ejemplos de comportamiento territorial en que la función primaria ha sido razonablemente bien establecida.

Especie	Recurso protegido	Autoridad
MOLLUSCA		
Lapas *(Lottia gigantea)*	Suministro alimentario	Stimson (1970)
ANNELIDA		
Poliquetos *(Nereis caudata)*	Refugio (tubo construido)	Evans (1973)
CRUSTACEA		
Anfípodos *(Erichthonius)*	Área de refugio y alimentación	Connell (1963)
Langostas *(Jasus lalandei)*	Refugio	Fielder (1965)
ARANEA		
Machos de la araña *(Linyphia triangularis)*	Acceso a las hembras	Rovner (1968)
ODONATA		
Cigópteros y libélulas machos	Espacio para la ostentación sexual	Johnson (1964), Bick y Bick (1965)
HYMENOPTERA		
Machos de abejas solitarias *(Anthidium)*	Espacio para la ostentación sexual	Haas (1960)
Machos de avispas matadoras de cigarras *(Sphecius speciosus)*	Orificios de emergencia de las hembras, por lo que prioridad en el apareamiento	Lin (1963)
Colonias de hormigas	Lugares de anidamiento y alimentación de acuerdo con la especie	Wilson (1971a)
Colonias de termes	Lugares de anidamiento y alimentación de acuerdo con la especie	Wilson (1971a)
Machos de moscas drosofílidas hawaianas	Espacio para los despliegues sexuales (en leks)	Spieth (1968)
PISCES		
Anguila cultivada *(Gorgasia sillneri)*	Alimento	Clark (1972)
Pez de los arrecifes *(Pomacentrus flavicauda)*	Alimento, refugio	Low (1971)
Machos de peces de los arrecifes *(Abudefduf zonatus)*	Lugares de desove	Keenleyside (1972)
Garibaldi *(Hypsypops rubicunda)*	Alimento y lugar de anidamiento para la reproducción	Clarke (1970)
AMPHIBIA		
Machos de tritón *(Triturus)*	Espacio para la ostentación sexual	Gauss (1961)
Dendrobátidos hembra *(Phyllobates trinitatis)*	Lugar de refugio; posiblemente rodeando también el área de alimentación	Test (1954)
Pipidos macho *(Hymenochirus boettigeri)*	Espacio para la ostentación sexual	Rabb y Rabb (1963)
Machos de rana toro *(Rana catesbiana)*	Espacio para la ostentación sexual	Capranica (1968), Emlen (1968)
Machos de rana verde *(Rana clamitans)*	Espacio para la ostentación sexual	Martof (1953)
Salamandras pletodóntidas (sin pulmones) *(Desmognathus, Eurycea, Hemidactylium)*	Lugar de refugio; posiblemente rodeando también el área de alimentación	Grant (1955), Brandon y Huheey (1971), D. B. Means (comunicación personal)
REPTILIA		
Iguanas marinas de Galápagos *(Amblyrhynchus cristatus)*	Machos: espacio para descansar y ostentación sexual; hembras: lugar donde anidar y poner huevos	Eibl-Eibesfeldt (1966)
Iguanas terrestres *(Iguana iguana)*	Hembras: lugar donde anidar y poner huevos	Rand (1967)
«Falsos camaleones» *(Anolis lineatopus)*	Machos: hembras y comidas; hembras: alimento	Rand (1967)
AVES		
Lagópodo escandinavo *(Lagopus lagopus)*	Suministro alimentario; y para los machos, acceso a las hembras más saludables	Jenkins y col. (1963), Watson y Moss (1971)
Correlimos común *(Calidris alpina)*	Suministro alimentario	Holmes (1970)
Colibríes *(Amazilia, Archilochus, Panterpe, Phaeochroa)*	Suministro alimentario	Pitelka (1942), Stiles y Wolf (1970), Wolf y Stiles (1970)
Horneros *(Seiurus aurocapillus)*	Suministro alimentario	Stenger (1958)
Chingolito melodio *(Melospiza melodia)*	Suministro alimentario	Yeaton y Cody (1974)
Burlones *(Mimus polyglottos)*	Suministro alimentario	Hailman (1960)
Chochín de los pantanos piquilargo *(Telmatodytes palustris)*	Suministro alimentario	Verner y Engelson (1970)

Tabla 12-1 *(continuación)*

Especie	Recurso protegido	Autoridad
Aves de lek: gallos de las rocosas, manaquines, gallos de la pradera, pavos, oropéndolas, etc.	Espacio para la ostentación de cortejo	Gilliard (1962), Drury (1962), Ellison (1971)
Aves coloniales que anidan en el suelo: albatros, gaviotas, golondrinas de mar, etc.	Espacio para el cortejo y anidamiento; el espaciado puede aumentarse aún más para reducir la intensidad de la depredación sobre los huevos, con lo que los huevos resultan protegidos	Hinde (1956), Rice y Kenyon (1962), Tinbergen (1967), Tinbergen y col. (1967)
MAMMALIA		
Machos del cobo de Uganda *(Kobus kob)*	En los leks, espacio para la ostentación sexual	Buechner (1961), Leuthold (1966)
Gnú *(Connochaetes taurinus)*	Espacio para la ostentación sexual	Estes (1969)
Cobos untuosos *(Kobus ellipsiprymnus)*	Suministro alimentario	Kiley-Worthington (1965)
Vicuñas *(Vicugna vicugna)*	Suministro alimentario	Koford (1957)
Ardilla arborícola *(Tamiasciurus)*	Suministro alimentario	C. C. Smith (1968), Kemp y Keith (1970)
Murciélagos aligualdos *(Lavia frons)*	Suministro alimentario	Wickler y Uhrig (1969a)
Macacos rhesus *(Macaca mulatta)*	Suministro alimentario	Neville (1968)

mente observado cuando los mamíferos se mueven en regiones nuevas, o la vuelta de los grupos es activada artificialmente, o las densidades de población son incrementadas experimentalmente.

El comportamiento territorial se halla ampliamente extendido entre los animales y sirve para defender cualquiera de las diversas clases de recursos. En la tabla 12-1 puede verse una lista de ejemplos de estudios que han establecido la función primaria del territorio, sobre todo especies que inspiran un razonable grado de confianza. Esta lista es corta debido a que las circunstancias deben ser excepcionalmente favorables para que el observador pueda identificar ciertos recursos, como los defendidos, mientras otros escapan a su consideración. En el caso de las aves y ungulados, en lo referente a los lugares de apareamiento y cortejo, los territorios son establecidos por los machos y se usan casi exclusivamente para la crianza. No proporcionan protección contra los depredadores. En realidad, los machos de ungulados tales como el gnú, están sujetos a grandes peligros procedentes de los leones y otros depredadores mientras permanecen en sus lugares de apareamiento y cortejo (Estes, 1969). Además, las densas concentraciones de animales alrededor de los terrenos de ostentación hacen que la alimentación sea menos favorable. Los lugares de apareamiento y cortejo de las aves como gallinas de la pradera y pavos llegan a estar en cualquier parte que haya alimentos. Por tanto, los recursos que guardan estos lugares son simplemente el espacio para el despliegue sexual, más las hembras que responden al macho dentro de éste espacio.

Los análisis de otras formas de territorios requieren distintos sistemas de inferencia que no pueden ser tan positivos. Las iguanas marinas hembra *(Amblyrhychus cristatus)* de las islas Galápagos son normalmente casuales en sus puestas de huevos, depositándolos simplemente en el suelo y marchándose. En la isla de Hood, sin embargo, los lugares en que anidar son escasos. Las hembras compiten por el limitado espacio asumiendo una brillante coloración similar a la de los machos, peleando de una forma parecida a los torneos. Las ganadoras consiguen depositar sus huevos en los lugares más favorables. Después vigilan estos puntos a partir de enclaves con buena visibilidad de las rocas cercanas, descendiendo ocasionalmente para oler y probar los mismos, así como para escarbar un poco más de tierra sobre ellos. (Eibl-Eibesfeldt, 1966).

Otras formas de evidencia pueden ser menos directas, pero igualmente fuertes. En su estudio con *Pomacentrus flavicauda*, un pez de la Gran Barrera frente a las costas de Australia, Low (1971) se dio cuenta de que cada territorio cubre un tipo particular de interzona arena-coral, donde se localizan adecuados suministros de algas y sombreadas grietas. El pez, en apariencia, jamás abandona su zona. El pez no sólo desafía a otros pertenecientes a la misma especie, sino también a cualquier intruso perteneciente a especies devoradoras de algas. Los que no son herbívoros son ignorados. Cuando los *P. flavicauda* eran mudados por Low, los devoradores de algas de muchas especies acudían a ocupar los territorios vacantes. Teóricamente, la existencia de competidores alimentarios de otras especies debería reducir la densidad de nutrientes, y la fuerza de los individuos para ampliar el tamaño de su territorio, en orden a obtener la misma cantidad de energía. Cuanto mayor es el número de especies competidoras, mayor deberíamos esperar que fuera el tamaño del territorio medio, independientemente de que éste sea plástico y de otros factores, como las diferencias de hábitat. Precisamente este resultado, con impresionantes detalles, ha sido el obtenido recientemente en estudios de campo con gorriones por Yeaton y Cody (1974; véase la figura 12-4). Estos investigadores no sólo hallaron la correlación muy positiva esperada, sino que fueron capaces de predecir los tamaños medios de territorios esperados en distintas localidades a partir del conocimiento de las especies en competencia, y los coeficientes de competición estimados entre ellas y los gorriones.

Las funciones para las que servía la defensa territorial, como las de muchas otras componentes del comportamiento social, son idiosincrásicas y difíciles de clasificar. Podemos

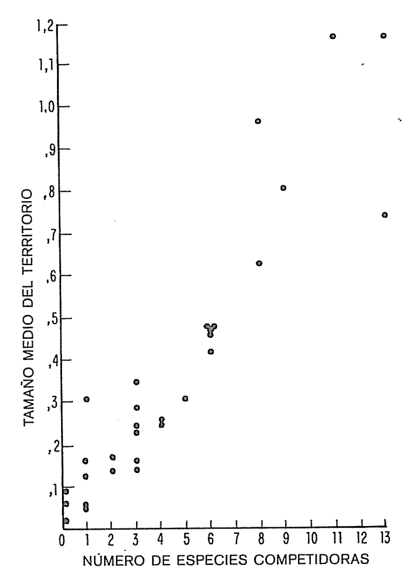


Figura 12-4

A medida que aumenta el número de especies competidoras, el tamaño del territorio del chingolito melodio Melospiza melodia *también aumenta. Cada punto representa una localidad distinta de la costa nororiental del Pacífico o de Wyoming. Las localidades con menor número de especies competidoras se dan en las islas. La correlación está de acuerdo con la interpretación de que la competencia reduce la densidad del alimento, y fuerza la ampliación del tamaño territorial para satisfacer los requerimientos energéticos. (De Yeaton y Cody, 1974.)*

distinguir entre diversas categorías principales en las que el conocimiento o la función probable emparejan el tamaño y la localización del espacio a defender. La clasificación siguiente es la extensión de una desarrollada por las aves en contribuciones secuenciales por parte de Mayr (1935), Nice (1941), Armstrong (1947), y Hinde (1956). La he modificado ligeramente para cubrir otros grupos de animales también.

Tipo A: una gran área defendida en la que se producen el cobijo, cortejo, apareamiento, anidamiento, y la mayor parte de consecución de alimento. Este tipo de territorio se da con una frecuencia especialmente elevada entre especies de peces abisales, lagartos arbóreos, aves insectívoras y pequeños mamíferos.

Tipo B: gran área defendida dentro de la que se dan todas las actividades del apareamiento, pero que no constituye una fuente primaria de recursos. Los ejemplos de especies que utilizan este tipo menos común incluyen al chotacabras *Caprimulgus europaeus* y al carricero común *Acrocephalus scirpaeus.*

Tipo C: pequeña área defendida alrededor del nido. La mayor parte de aves coloniales utilizan esta restringida forma de territorio, incluyendo aves marinas, garzas, ibises, flamencos, pinzones tejedores y oropéndolas. Los ejemplos entre insectos incluyen esfécidos (pelopeos) y abejas que anidan en agregaciones.

Tipo D: territorios de encuentro de la pareja y/o unión de la misma. Los ejemplos incluyen los lugares de cortejo y apareamiento de ciertos insectos, incluyendo a los machos de libélulas y zigópteros, así como los de aves y ungulados.

Tipo E: posiciones de refugio y descanso. Muchas especies de murciélagos, desde bermejizos hasta las formas cavernícolas *Myotis* y *Tadarida,* se reúnen en agregaciones de reposo donde se defienden los puntos personales de sueño. Lo mismo es cierto en aves que descansan en sociedad como estorninos, ruiseñores ingleses y palomas domésticas. Una amplia variedad de invertebrados, peces, anfibios y reptiles, defienden sus retiros personales fuera de los cuales sólo se aventuran periódicamente para alimentarse. Se reproducen en, o alrededor del retiro, llegando a abandonarlo temporalmente con este propósito. Un ejemplo menos familiar pero típico es el de los sapos *(Scaphiopus),* los cuales se esconden en refugios privados durante el día y salen para comer en los días húmedos o lluviosos. A intervalos regulares, después de lluvias torrenciales por lo común, se congregan brevemente en charcos poco profundos en orden a la reproducción.

Es útil reconocer dos clasificaciones adicionales ortogonales con la que acabamos de dar. Para los territorios de los tipos A y B, la defensa territorial puede ser absoluta o espacio-temporal. O sea, el residente puede guardar siempre la totalidad de su territorio, o defender sólo aquellas porciones dentro de las cuales puede hallarse un intruso en las proximidades. Los territorios de alimentación espacio-temporales son muy comunes en mamíferos, especialmente en aquellos que son frugívoros o carnívoros, debido a que el área que debe cubrirse para asegurar el alimento suficiente, es por norma demasiado grande como para ser controlada o advertida de forma continua. Los territorios que son de alimentación absoluta se hallan con más frecuencia en las aves, que poseen una visión excelente, acceso a puntos favorables y una velocidad de vuelo que les permite batir zonas relativamente grandes en búsqueda de alimento. Esta diferencia entre los dos grupos principales de vertebrados es la razón por la cual la territorialidad fue originariamente dilucidada en las aves, y porqué su significación general en estos grupos nunca se ha puesto en duda, mientras que en mamíferos la cuestión siempre ha estado plagada de datos aparentemente inadecuados y de confusiones semánticas.

La tercera clasificación es la siguiente: el territorio puede estar fijo en el espacio o ser flotante. Los animales se ven arrojados a territorios flotantes cuando el sustrato del que dependen es móvil. Un ejemplo lo constituye la bermejuela

(Rhodeus amarus), un pez que deposita sus huevos en el manto de los moluscos *Anodonta* y otros bivalvos de agua dulce. Cada bermejuela limita sus peleas sexuales a la vecindad de su molusco, y cuando éste se mueve, el territorio del pez se desplaza con él (Tinbergen, 1951). Unos pocos animales revuelven sus territorios en un sustrato fijo. Los insectos zigópteros machos *(Argia apicalis)* vuelan de un lado para otro entre sus lugares de reposo nocturnos y las charcas donde se produce el apareamiento. Cuando llegan por encima de la superficie de la charca, se espacian a intervalos de 2 m, excluyen a otros machos de las áreas que han delimitado, e intentan aparearse con cualquier hembra que las penetre. Cada día varían las localizaciones de los territorios de apareamiento a medida que los machos se dispersan hacia nuevas posiciones (Bick y Bick, 1965). Los territorios flotantes se dan incluso en unos pocos tipos de pájaros. El territorio del hornero *(Seiurus aurocapillus)* consta de un área bien definida pero fluctuante, que cambia día a día e incluso de hora a hora (Stenger y Falls, 1959).

Se han adscrito funciones ocasionalmente a territorios, distintas de las primarias indicadas por la evidencia. En particular, el animal residente se dice que llega a ser familiar a su dominio y, como resultado, más experto en encontrar alimento y en evadir depredadores (Hinde, 1956). Esto es cierto sin lugar a dudas, pero el mismo beneficio obtendrá un animal que permanezca en un sitio, ya sea que defienda su territorio o no. La cualidad diagnóstica de un territorio es la defensa, y su función es el recurso defendido. Ordinariamente, los recursos en particular que se defienden son los que afectan a la eficacia biológica de forma más crucial, pero la familiaridad con los mismos es un requisito previo a la territorialidad y no una función. También Wynne-Edwards (1962) y otros han argüido que los territorios «funcionan» para limitar las poblaciones. A buen seguro, a menudo presentan este efecto, pero difícilmente sirven como mecanismo adaptativo en el control de la población. Para considerar la evidencia que hay detrás de esta generalización, referiremos al lector a la teoría de la selección entre poblaciones revisada en el capítulo 5. Finalmente, se ha sugerido que la territorialidad sirve para evitar la epizootia (Tavistock, 1931; revisión adicional en Hinde, 1956). De nuevo, semejante efecto, de producirse, no puede ser más que el feliz resultado del comportamiento territorial, en lugar de la principal fuerza selectiva modificadora de las particularidades del comportamiento territorial.

Los resultados de 30 años de investigaciones de campo revelan que la territorialidad presenta una distribución filogenética por zonas. Sucede con profusión entre los vertebrados y es común, pero ni mucho menos general entre los artrópodos, incluyendo especialmente a crustáceos e insectos. El auténtico comportamiento territorial ha sido descrito en una especie de molusco, la lapa *Lottia gigantea*, por Stimson (1970) y en unos pocos poliquetos nereidos (Evans, 1973). Entre las revisiones más comprensibles escritas con una base taxonómica se encuentran las siguientes: insectos en general (Wilson, 1971a), crustáceos (Connell, 1963; Dingle y Caldwell, 1969; Bovbjerg y Stephen, 1971); Linsenmair y Linsenmair, 1971), arañas (Rovner, 1968), peces (Gerking, 1953; Clarke, 1970; Low, 1971), ranas (Duellman, 1966, 1967; Lemon, 1971b), lagartos (Kästle, 1967; Rand, 1967), aves (Hinde, 1956; J. L. Brown, 1964, 1969; Lack 1966, 1968), mamíferos en general (Ewer, 1968), y primates (Bates, 1970; Alison Jolly, 1972a).

LA TEORÍA DE LA EVOLUCIÓN TERRITORIAL

«*Si disparas a un gibón, dejas solos a siete ríos*»

—Dicho de Skaw Karen, norte de Tailandia.

El área de actividad de un animal, ya esté defendida como un territorio o no, debe ser lo bastante grande como para proporcionar la energía adecuada. Al mismo tiempo, y de una forma ideal, no debería ser mucho mayor que su límite inferior, debido a que el animal se expondrá innecesariamente a los depredadores atravesando un terreno excesivo. Esta hipótesis del área óptima parece haber nacido a partir de los reducidos datos extraídos directamente del rendimiento energético de las áreas de actividad. C. C. Smith (1968), por ejemplo, halló que el tamaño territorial de las ardillas arborícolas *Tamiasciurus* parece ajustarse para proporcionar la energía suficiente como para mantener a un animal con base a un año. En 26 territorios Smith midió la razón de la energía disponible a la consumida durante períodos de un año, resultando que variaban desde justo por debajo de uno hasta 2,8, con una media de 1,3. Cuanto más pobre era la energía proporcionada por unidad de superficie en un hábitat, mayor era el territorio ocupado por cada ardilla, en compensación.

El mismo principio básico surgió de una forma más intuitiva a partir de los estudios de Altmann sobre los babuinos de Amboseli, el análisis más meticuloso de este tipo llevado a cabo con especies de primates. A diario, las tropas de babuinos se trasladaban de los árboles en que habían dormido a través de caminos que les conducían a los pozos de agua y a las zonas de alimentación. Su dirección, su paso, y los períodos de tiempo a lo largo del día que invertían en cada sector, parecían basarse en la memoria y el juicio de los conductores de la tropa. El rastro del movimiento de una tropa en un día dice poco por sí mismo. Pero cuando muchos rastros combinados se comparan con diferentes momentos del día, la forma de la actividad de la tropa se ve que sigue un intenso ritmo diurno (figura 12-5). Los rastros amebiformes se esparcen a partir de los árboles dormitorio, hacen pausa en los pozos, se difunden hasta un área máxima al mediodía, y vuelven hacia los árboles dormitorio en el ocaso. El área de actividad parece ser lo bastante grande como para mantener a la tropa, y la frecuencia con que los babuinos se dirigen hacia un lugar dado es ampliamente proporcional al rendimiento esperado de los alimentos que en él se encuentren. Al estudiar estos datos nos viene a la memoria el principio de R. J. Herrnstein relativo al hedonismo cuanti-

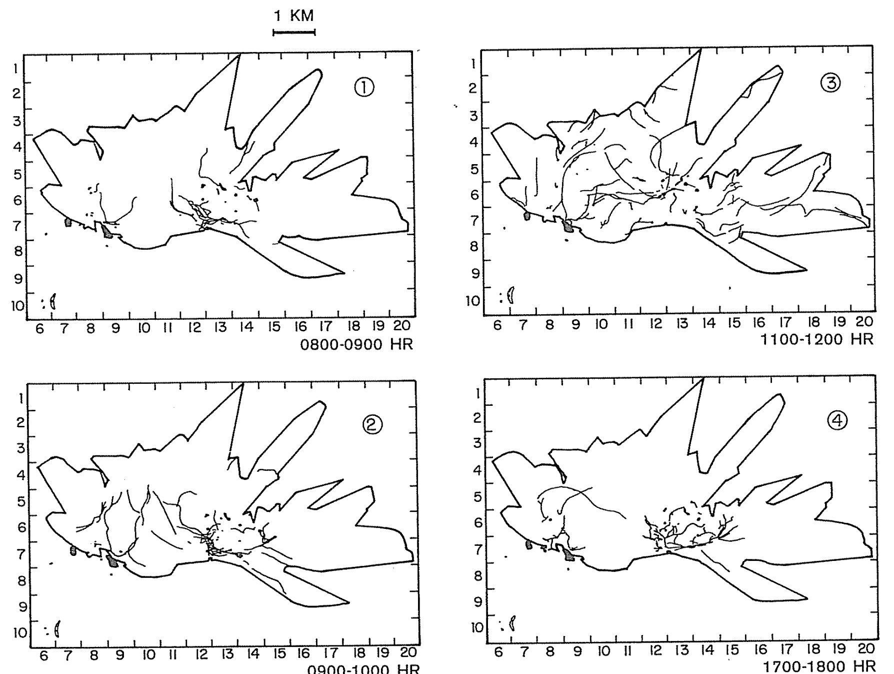


Figura 12-5
Ciclo diurno de utilización del área de actividad por parte de una tropa de babuinos amarillos. El límite de la misma se indica con una línea gruesa continua, mientras que las huellas seguidas por la tropa en diversos intervalos durante el día, con una más fina. Las pequeñas manchas del centro del área de actividad y en el ángulo sudoriental, son los charcos permanentes. (Modificación de Altmann y Altmann, 1970.)

tativo. Herrnstein halló que las palomas entrenadas con dos discos, uno situado a la izquierda y otro a la derecha, se dirigirían hacia uno de ellos y no hacia el otro en la proporción precisa al porcentaje de veces que cada disco gratificara a la paloma con alimento al picotearlo (Herrnstein, 1971a). En otras palabras, si P es el número de picotazos, R el número de refuerzos, e i y d indican el plato de la izquierda y el de la derecha, respectivamente,

$$\frac{P_i}{P_i + P_d} = \frac{R_i}{R_i + R_d}$$

Si los distintos lugares de alimentación y los pozos temporales recompensan a los animales con diversos grados de satisfacción, podemos hipotetizar que la forma del movimiento a lo largo de la distribución de albergue reflejará su heterogeneidad de una manera acorde con el principio de Herrnstein o con alguna modificación del mismo.

La hipótesis del rendimiento óptimo está realmente apoyada por los datos que revelan una correlación general en los vertebrados terrestres, entre el tamaño del animal y el tamaño del área de actividad que ocupa. Esta relación, que es asombrosamente sólida, fue demostrada en primer lugar por McNab (1963) con mamíferos, y extendida por autores posteriores a otros grupos de vertebrados. La relación obtenida comparando muchas especies se ajusta ampliamente a la siguiente función logarítmica:

$$A = aW^b$$

dónde A es el área de actividad de una especie dada, W el peso de un animal perteneciente a ella, y a y b, constantes. También es aproximadamente cierto que la tasa de utilización de energía (E) es una función lineal de la tasa metabólica (M), o sea,

$$E = cM$$

dónde c es otra constante. Finalmente, la tasa metabólica, M, aumenta como una función logarítmica del peso del animal, W:

$$M = \alpha W^{\beta}$$

dónde α y β son dos constantes más. De ahí se desprende que el área de actividad es función logarítmica del requerimiento energético. Los valores de a, b, α y β para tres grupos taxonómicos de vertebrados pueden verse en la tabla 12-2. Puede observarse que cada grupo presenta un conjunto distintivo de valores que reflejan las peculiaridades locomotrices y la eficacia en la obtención de energía. Schoener (1968a) ha demostrado además que la pendiente de la curva relativa al área de actividad (o territorio) y al peso corporal de las aves, depende de la dieta. Como puede verse en la figura 12-6, la pendiente es mayor para los depredadores, menor para los herbívoros e intermedia para las especies con dietas mezcladas. Esta relación apoya convincentemente la hipótesis del rendimiento óptimo. La hipótesis dice ahora que a medida que un depredador se hace mayor las presas de tamaño apropiado se hacen más escasas y éste debe explorar zonas desproporcionadamente mayores para asegurarse la ración mínima de energía. Pero ¿por qué deberían hacerse las presas disponibles más escasas? Hay dos razones. Dentro de cualquier nivel trófico, digamos herbívoros o carnívoros del primer nivel, la mayoría de organismos están concentrados en el menor extremo de la escala de tamaños; según ésto, para el carnívoro mayor habrá menos posibilidades de forma desproporcionada. También, cuanto mayor sean un depredador, más probable será que se alimente con otros depredadores, que son más escasos en virtud de la regla de la eficacia ecológica. Schoener ha dado pruebas de

Tabla 12-2

Regresiones de la tasa metabólica (M) *y del área de actividad* (A) *sobre el peso corporal* (W), *en tres grupos de vertebrados.* (M *en kcal/día para mamíferos y aves,* cm^3 O_2*/hora para lagartos.* A *en acres para mamíferos y aves,* m^2 *para lagartos.* W *en kg para mamíferos y aves, g para lagartos.)*

Grupo	Relación	Función	Autoridad
Mamíferos	Metabolismo basal y peso corporal	$M = 70W^{0.75}$	Kleiber (1961)
	Área de actividad y peso corporal	$A = 6{,}76W^{0{,}63}$	McNab (1963)
Aves	Metabolismo basal y peso corporal	$M = kW^{0.69}$	Lasiewski y Dawson (1967)
	Área de actividad y peso corporal	$A = kW^{1.16}$	Schoener (1968a)
Lagartos	Metabolismo estándar (30 °C) y peso corporal	$M = 0{,}82W^{0{,}62}$	Bartholomew y Tucker (1964)
	Área de actividad y peso corporal	$A = 171{,}4W^{0{,}95}$	Turner y col. (1969)

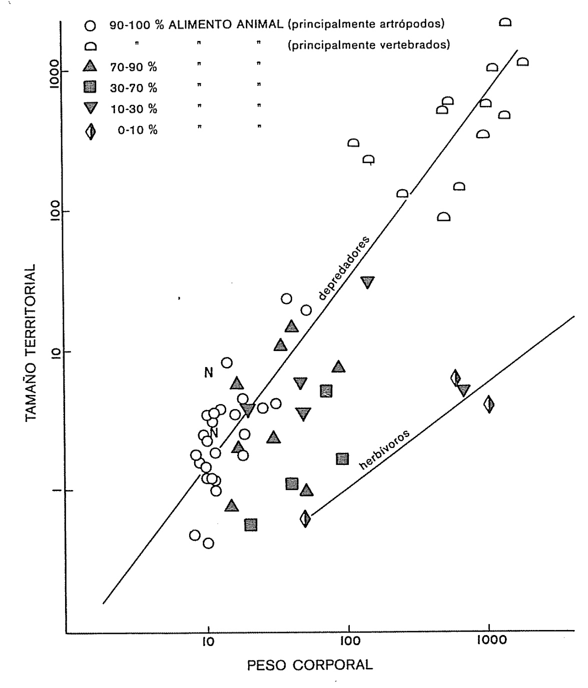


Figura 12-6

Relación entre el tamaño territorial (en acres) y el peso corporal (gramos), para aves de distintas categorías de alimentación. Cada punto representa a una especie diferente. Los omnívoros (10-90 % de alimento animal) están en negro, los herbívoros en blanco y negro y los depredadores, en blanco. N = *especies de trepadores. (De Schoener, 1968.)*

que los datos referentes a los mamíferos pueden descomponerse de la misma forma, proporcionando pendientes superiores a los depredadores. Los datos con lagartos aún no son adecuados para someter la hipótesis a prueba en este tercer grupo (Turner y col., 1969).

Debería tenerse en cuenta que estas relaciones cuantitativas pertenecen sólo a áreas de actividad no defendidas y a territorios de alimentación, que son un tipo especial de área de actividad. Otras formas de territorio, por ejemplo las desarrolladas alrededor de los refugios o de las posiciones de ostentación, están sujetas a conjuntos de controles totalmente distintos y posiblemente estén relacionados de diversas formas con propiedades fisiológicas de los animales. Incluso los territorios de

alimentación están demarcados en ocasiones por factores más o menos complejos que el rendimiento energético. Las anguilas de jardín *(Gorgasia)*, al alimentarse de plancton, viven en superabundancia de alimento. En condiciones de habitar sedentariamente el fondo y estando sujetas a una depredación intensa, tampoco abandonan sus guaridas. De todas formas, el radio del territorio de alimentación de cada anguila, que defiende de las otras próximas, es la longitud exacta de su cuerpo (Clark, 1972). Los territorios de los anfípodos tubículas *(Erichthonius braziliensis)* están gobernados de forma idéntica. Los crustáceos, que se alimentan de algas, utilizan y defienden todas las zonas de alimentación que puedan alcanzar, sin perder contacto con sus tubos (Connell, 1963). En varias especies de animales, ocupan los territorios los grupos cerrados o las parejas y no los individuos. En tales casos, la ley peso-área aún podría aguantar, pero es probable que exista una correlación entre el tamaño del grupo y la calidad que el hábitat pueda mantener, causando una dispersión en la regresión. Las tropas de *(Cercopithecus aethiops)*, para citar un ejemplo, son altamente variables en cuanto a tamaño. Las tropas mayores dominan a las más pequeñas, que se ven forzadas a penetrar en un terreno menos favorable y deben defender áreas mayores en orden a satisfacer sus requerimientos energéticos (Struhsaker, 1967a). Tales complejidades surgen de una organización social superior y son probablemente responsables de variaciones extremas en las áreas de actividad, generalmente en los primates, según revelan los datos recientemente compilados por Bates (1970).

Pero ¿por qué deberían los animales molestarse en defender cualquier parte de su área de actividad? MacArthur (1972) demostró que la competición de lucha por el alimento es energéticamente menos eficaz que la de arrebatar. Esta es una paradoja de fácil resolución. La territorialidad es una forma muy especial de competición de lucha, en la que el animal sólo precisa ganar una o relativamente pocas veces. En consecuencia, el residente invierte mucha menos energía que en el caso de estar forzado a una confrontación cada vez que intenta comer en presencia de un animal de la misma especie. Su balance energético se mejora todavía más si reconoce e ignora los poseedores de los territorios vecinos, el fenómeno del querido enemigo que será examinado posteriormente en este capítulo.

Entonces, con toda claridad, un territorio puede hacerse energéticamente más eficiente que un área de actividad en que la competición sea de lucha o de arrebatar. Pero si éste es el caso, ¿por qué no todas las especies presentan áreas de actividad fijas también estrictamente territoriales? La respuesta reside en lo que J. L. Brown (1964) ha denominado defendibilidad económica. Las teorías de la selección natural predicen que un animal debería proteger sólo la extensión de terreno por el que la defensa gane más energía de la que pueda invertir. En otras palabras, si un animal, un carnívoro por ejemplo, ocupa un territorio mucho mayor de lo que pueda controlar en un estudio rápido, podría verse trotando de uno a otro extremo de sus dominios para expulsar a los intrusos, lo que constituye una actividad energéticamente inútil. En consecuencia, la selección natural debería favorecer la evolución de territorios espacio-temporales en lugar de la de territorios absolutos. El carnívoro dedicará la mayor parte de sus energías a la caza de la presa, desafiando sólo a aquellos intrusos que encuentre en las proximidades. O incluso depositará sustancias olorosas en lugares estratégicos del territorio en un esfuerzo para expulsar a los intrusos. Los saurios arborícolas, como iguánidos, agámidos y camaleóntidos, que son capaces de supervisar grandes áreas con la vista, también tienden a mantener territorios absolutos. Las formas terrestres, tales como muchos escíncidos, teidos, y varánidos, generalmente tienen territorios espacio-temporales o áreas de actividad que se solapan ampliamente (Judy Stamps, comunicación personal).

Horn (1968) utilizó este mismo concepto investigando las condiciones que favorecían el anidamiento colonial en los mirlos. Probó que cuando los recursos están uniformemente distribuidos y se renuevan continuamente, es una ventaja para mantener una defensa completa de cualquier porción del área que pueda ser patrullada en períodos razonablemente cortos. Pero cuando el alimento está esparcido y se presenta impredeciblemente en el tiempo, no sirve para nada defender áreas fijas. La estrategia óptima es entonces anidar colonialmente y buscar alimento en grupos. Por este medio el individuo es capaz de utilizar los conocimientos de todo el grupo. La defendibilidad económica es realmente sólo una importante componente de la eficacia que determina la evolución del comportamiento territorial; al igual que demostró Heller con ardillas pertenecientes a los géneros *Tamias* y *Eutamias* (Heller, 1971), la defensa territorial se reduce si expone a los animales a mucha depredación. También existe el fenómeno de descuidar la agresión: la defensa de un territorio disminuye el tiempo dedicado al cortejo, causando un número menor de cópulas y una descendencia descuidada y menos vigorosa. En resumen, la estrategia territorial desarrollada es la que maximaliza el aumento de aptitud debido a la extracción de energía del área defendida, en comparación con la pérdida de aptitud debida a los esfuerzos y peligros de la defensa.

Schoener (1971) ha dado el primer paso hacia la parametrización de esta teoría de la evolución territorial. Es posible calcular la permeabilidad de un territorio, medida según la densidad de intrusos tolerados en cualquier momento dado, si consideramos la permeabilidad como el equilibrio cuando la tasa de invasión por intrusos llega a ser igual a la que son expulsados (figura 12-7). En el caso más simple, la tasa de invasión decrece linealmente con el aumento de densidad de los invasores que ya están en el territorio. Podría ser igual al siguiente producto:

TASA DE INVASIÓN

$$\text{Perímetro del área defendida} \times \text{Constante determinada por la probabilidad de que un extraño invada} \times \left(1 - \frac{(N/A)}{H}\right)$$

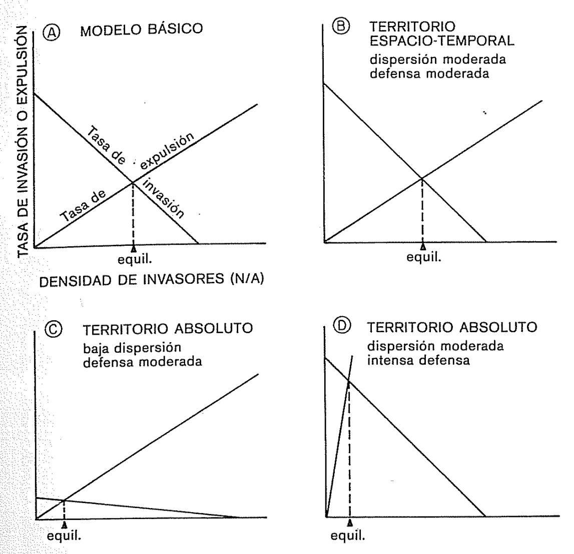


Figura 12-7
Modelo de Schoener sobre la defensa territorial, y tres extensiones que de él pueden hacerse.

dónde N/A es la densidad de invasores en el territorio (número de invasores dividido por el área del territorio), y H es la densidad máxima que puede darse bajo cualquier condición. La tasa a la que el propietario del territorio expulsa o destruye a los invasores también podría ser lineal:

Tasa de expulsión

$$\text{Tasa área/tiempo a la que un defensor busca} \times \text{Probabilidad de expulsar a un invasor al encontrarlo} \times \text{Densidad de invasores} \times \frac{1}{\text{Tiempo que pasa el invasor en el territorio}}$$

En la figura 12-7B-D se dan tres elementales extensiones del modelo de Schoener. Notemos que una tasa de invasión entre moderada y alta del perímetro del área de actividad, combinada con una respuesta defensiva entre moderada y baja, produce un territorio espacio-temporal. Un territorio absoluto, donde todas las áreas fijas estén siempre defendidas, es el resultado de una tasa baja de dispersión de invasores, de una fuerte defensa, o de ambas cosas. Los parámetros de Schoener probablemente sean correctos, pero actualmente no tenemos forma de calcular la configuración de las curvas de expulsión e invasión. El modelo tampoco incorpora el balance energético, que es primordial en la selección natural, ni otras componentes de la eficacia. Un modelo de alguna forma similar, parametrizado con menor precisión pero que incorpora nociones de ganancia y pérdida de energía ha sido independientemente desarrollado por Crook (1972). El razonamiento de Crook que hace especial mención a la optimización del tamaño del grupo fue presentado ya en el capítulo 6.

PROPIEDADES ESPECIALES DEL TERRITORIO

El comportamiento territorial implica mucho más que la mera expulsión de intrusos. Y los territorios son más que áreas defendidas: poseen estructura y dinamismo y pueden describirse como campos de intensidad variable. Los territorios cambian de tamaño y forma a lo largo de las estaciones y a medida que el animal madura y envejece. Los estudios de campo han revelado el rico conjunto de fenómenos siguiente, algunos muy generales y otros restringidos a una o a un pequeño número de especies.

El disco elástico

El tamaño del territorio en la mayor parte de especies animales varía en mayor o menor grado según la densidad de población. Julian Huxley (1934) comparó el territorio variable a un disco elástico, con el macho residente en su centro. Cuando la densidad de la población crece y la presión se forma a lo largo de su perímetro, el territorio se contrae. Pero hay un límite más allá del cual el animal no puede ser empujado. Entonces permanece y lucha, o incluso puede empezar a desintegrarse todo el sistema territorial. Cuando, en contraste, la población periférica decrece, el territorio se expande. Pero, otra vez, existe un límite más allá del cual el animal no intenta extender su control. En poblaciones muy esparcidas, o los territorios no son contiguos, o sus lazos simplemente llegan a ser demasiado vagos como para ser definidos.

En la figura 12-8 puede verse un ejemplo de territorio elástico en el correlimos común *(Calidris alpina)*, un tipo de gallineta. En la localidad subártica de Kolomak, a 61 °N en Alaska, el alimento es relativamente abundante y de fiar, y las poblaciones alcanzan una densidad de 30 parejas por hectárea. Más al norte, a 71 °N, en el punto ártico de Barrow, el alimento es impredecible, y en los veranos escaso. Aquí las aves viven a densidades que son la quinta parte de la de Kolomak, o sea, alrededor de 6 parejas por hectárea. Ya que los lazos territoriales son contiguos en ambas localidades, el tamaño territorial medio en Barrow es cinco veces el de Kolomak.

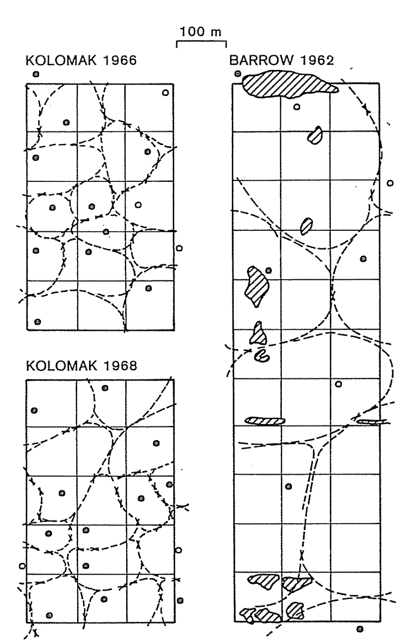


Figura 12-8

El fenómeno del disco elástico puede observarse en los territorios del correlimos común, especie de limícola que se reproduce en Alaska. En Barrow, la densidad de población es una quinta parte que la de Kolomak. Ya que las fronteras territoriales son contiguas en ambas localidades, los territorios de Barrow son cinco veces mayores. Los puntos negros representan la localización de un nido y los blancos la probable vecindad de un nido cubierto. (Tomado de Holmes, 1970.)

Los modelos de utilización del territorio a veces cambian a medida que éste es comprimido o relajado. Judith Stenger Weeden (1965) halló que los ruiseñores de la especie *Spizella arborea* usan intensivamente todo su espacio al comprimirse, pero en poblaciones más esparcidas, donde cada pájaro dispone de más espacio, el territorio se divide en una zona interna de intensa utilización y otra cortical de menos. Las distribuciones hogareñas comprimidas, en ocasiones visiblemente defendidas y otras no, han sido reportadas en saurios del género *Uta* (Tinkle, 1967), muchas especies de aves (Nice, 1941; Kluijver y L. Tinbergen, 1953; Stenger Weeden, 1965), *Hyrax* (J. B. Sale, en Jewell, 1966), musarañas domésticas del género *Suncus* (Myers y col., 1971), ratones campestres del género *Microtus* (Frank, 1957), ratones de patas blancas del género *Peromyscus* (White, 1964), y el conejo europeo *Oryctolagus cuniculus* (Myers y col., 1971).

El «centro invencible»

A no ser que un ave macho adulta se halle enferma o fuertemente agobiada, es prácticamente invencible para las aves coespecíficas en el centro de su territorio (N. Tinbergen, 1939; Nice, 1941). Esta circunstancia es únicamente la manifestación extrema del principio más general de que las tendencias agresivas de los animales, y la probabilidad de que cualquier intensidad dada de agresión u ostentación desemboque en el dominio de rivales, aumentan hacia el centro (J. R. Krebs, 1971). ¿Qué es exactamente el «centro»? En un terreno uniforme es normalmente el centro geométrico, pero en un ambiente heterogéneo el centro del comportamiento es más probable que se halle ya sea en el refugio del animal, o en el punto de concentración superior de alimento del territorio, lo que es más vital para el bienestar del animal. El propietario del territorio invierte la mayor parte de su tiempo cerca del centro, realizando rutinariamente ostentaciones de cortejo y construyendo en él sus refugios. Los machos del correlimos común empiezan el día con una reafirmación del área interna mediante cantos seguidos de viajes más largos hacia la zona periférica (Stenger Weeden, 1965).

Vamos a conjeturar que cada especie se caracteriza por un particular gradiente de agresividad y de dominación medido desde el perímetro del territorio hacia el centro. En algunos casos el gradiente estará próximo a cero. Esto significa que la zona periférica estará tan vigorosamente defendida como el interior. En otros estará escalonado y quizá cambie de valor al aumentar la distancia, mostrando pendientes suaves o mesetas separadas por bruscas subidas. Esta hipótesis está de acuerdo con las peculiaridades observadas en el comportamiento de ciertas especies. El arrendajo de Steller *(Cyanocitta stelleri)* y el ave mirmecófaga *Gymnopithys bicolor* no defienden vínculos territoriales claros, sino zonas concéntricas de dominación decreciente hacia el exterior, por lo que en ciertas áreas intermedias las aves son, o neutrales, o mantienen un débil equilibrio con sus vecinos (J. L. Brown, 1963; Willis, 1967). En tales casos será por supuesto más precisa una descripción de la dinámica del sistema que cualquier mapa de vínculos territoriales estáticos.

Límites poligonales

Cuando discos circulares fabricados con un material muy flexible se aprietan entre sí por sus bordes, se deforman hasta formar hexágonos, lo que proporciona una congruencia máxima de los límites. Los hexágonos perfectamente ajustados del mismo tamaño no dejan espacio entre sí. Las celdillas de cera de un panal de abejas, por ejemplo, están construidas en columnas hexagonales. Cuando los territorios son absolutos, están

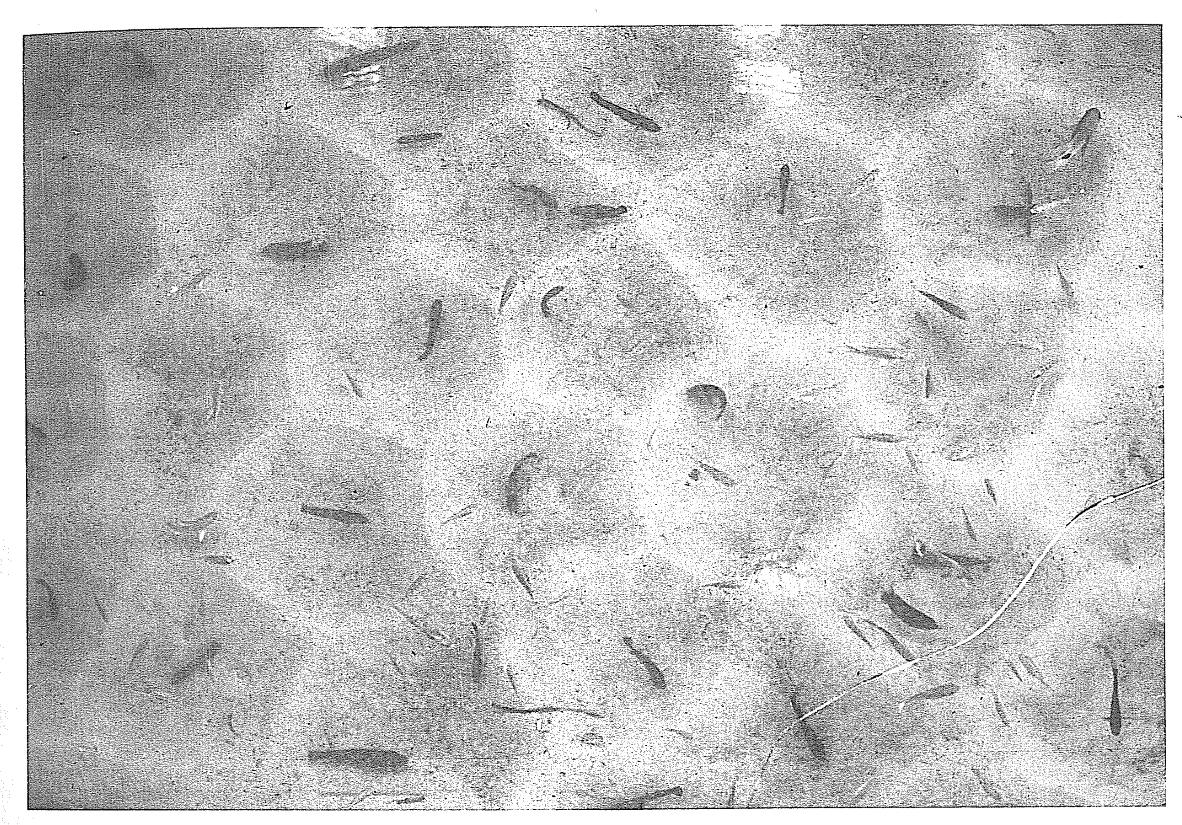


Figura 12-9

Los límites territoriales hexagonales del pez incubador bucal Tilapia mossambica, *pueden observarse con claridad en esta fotografía como líneas de arena levantada, alrededor de las depresiones ahuecadas por el pez. Cada territorio está ocupado por un solo macho, que se puede distinguir de otros peces por su color oscuro de reproducción y un tamaño generalmente superior. (De Barlow, 1974b.)*

ampliamente limitados y se mantienen en áreas de elevada densidad de población presionan entre sí de forma análoga a los discos plásticos. Sería ventajoso para los propietários del territorio utilizar el máximo espacio defendiendo perímetros de forma poligonal, tendiendo hacia la óptima, que es la hexagonal. Precisamente este fenómeno ha sido descrito en el correlimos común por Grant (1968), quien volvió a analizar los datos de R. T. Holmes en Alaska. Los polígonos no se ponen en evidencia en los mapas de Holmes reproducidos en la figura 12-8, pero sí son patentes en unos pocos territorios en que los límites se trazaron con especial cuidado. En Berkeley, en 1972, George W. Barlow me mostró notables conjuntos de territorios poligonales formados por el cíclido que incuba en la boca *Tilapia mossambica* mantenidos en tanques de poca profundidad al aire libre. La mayoría de las figuras tenían seis lados, y unas pocas parecían tener cinco. Fuimos incapaces de hallar alguna

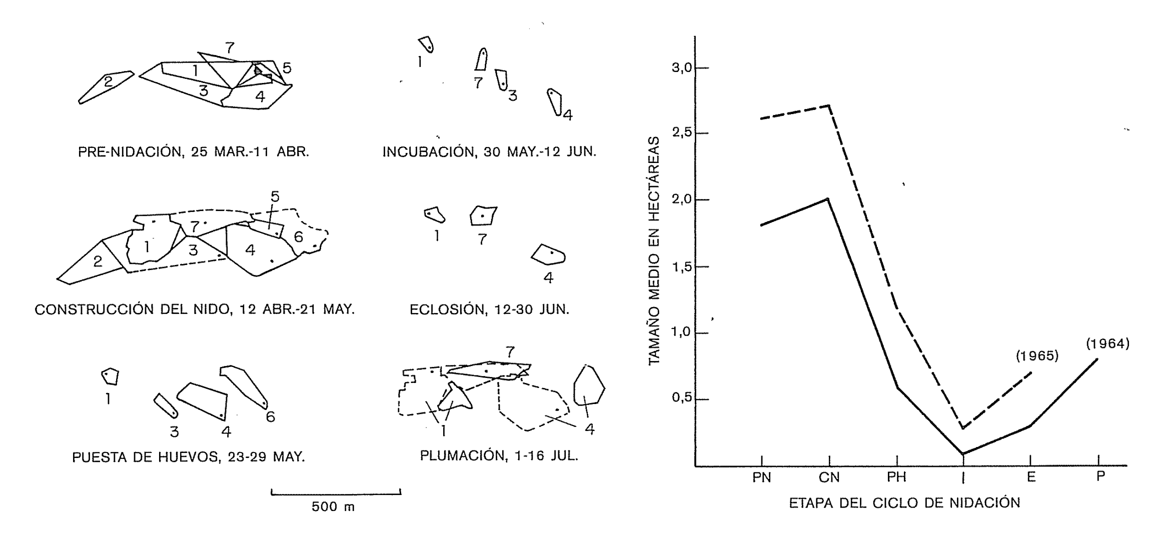


Figura 12-10

Los territorios del carbonero sibilino Parus atricapillus *adultos cambian de tamaño y forma a través de las distintas fases de la época de celo. En la figura izquierda, se muestran los límites territoriales como líneas, y los lugares de anidamiento como líneas discontinuas. La de la derecha exhibe los cambios de tamaño territorial medio a través de las seis fases de la estación. (Tomado de Stefanski, 1967.)*

que presentara con claridad cuatro o siete lados (véase la figura 12-9).

Cambios con las estaciones y con los estadios de la historia vital

Los valores de los parámetros que definen el tamaño territorial óptimo varían durante los ciclos vitales de la mayor parte de animales. Cuando un ave macho empieza a cortejar, necesita defender menos posiciones que luego, cuando los polluelos demandan grandes cantidades de alimentos. Pero necesita defender las posiciones más a menudo, ya que la población como un todo es más móvil y los machos flotantes se desafían con más frecuencia. Estos cambios han sido documentados por Hinde (1952) en el carbonero común *Parus major,* y por Marler (1956) en el pinzón vulgar *Fringilla coelebs.* Los machos de estas pequeñas aves europeas empiezan la época de celo cantando y peleando alrededor de puntos seleccionados de ostentación. Sólo después extienden su defensa a todo el territorio. Los límites de los territorios de *Parus atricapillus* fluctúan intensamente a través de la época de celo, extendiéndose ligeramente en primer lugar a medida que los nidos son construidos, contrayéndose drásticamente en las fases de huevo y polluelo, para finalmente expandirse de nuevo cuando los jóvenes llegan a estar plumados (figura 12-10). De hecho, las formas de cambio varían grandemente de una especie de ave a otra. El macho del burlón *Mimus polyglottos* permanece en su territorio todo el año, expandiendo su tamaño al principio de la época de celo en primavera (Hailman, 1960). La garza verde *Butorides virescens,* en contraste, llega al terreno de apareamiento en primavera e inmediatamente establece un territorio de un tamaño máximo alrededor de cuarenta metros de diámetro superior. Después, el área defendida se contrae establemente hasta quedar limitada a la inmediata vecindad del nido, momento en que la pareja coopera en la defensa (Meyerriecks, 1960). Algunos de los misterios que presentan estas diferencias se desvanecen al considerar la historia natural de la especie. El burlón macho defiende un territorio de alimentación, que debe ampliarse y mantenerse mientras los jóvenes están creciendo. La garza macho, sin embargo, defiende primero el área donde va a desplegar el cortejo. Más tarde, él y su pareja ya no cortejan más. Se alimentan en las aguas poco profundas externas al área de crianza, y sólo necesitan defender su nido y sus pequeños.

La variación estacional del área de actividad y del territorio no es menos complicada e idiosincrásica que la de los mamíferos. Las ardillas *Taniasciurus hudsonicus* mantienen dos formas de territorios en los bosques de Alberta. Los «territorios primeros» son defendidos todo el año por adultos con éxito en los

lugares donde las coníferas han madurado y que proporcionan un suministro continuo de las semillas que les sirven de alimento. Otros hábitats, especialmente aquellos con una elevada proporción de árboles de hoja caduca, sólo proporcionan semillas durante la estación de crecimiento. Durante el invierno las ardillas residentes, que en su mayoría son jóvenes, defienden los escondites de semillas reunidas durante los meses más cálidos. Los gnús machos, tomando otro ejemplo radicalmente distinto, defienden las áreas de ostentación durante la época de celo y viajan en manadas nómadas el resto del año (Estes, 1969).

En algunos mamíferos el área de actividad y el territorio varían no sólo estacionalmente, sino también a lo largo de la vida del animal. Las ardillas *Sciurus carolinensis* jóvenes simplemente expanden su área de actividad en todas direcciones a partir de su lugar de nacimiento, empezando a la edad de más o menos dos meses y completando el proceso alrededor de seis meses después (Horwich, 1972). En la isla escocesa de Rhum, la ontogenia del ciervo sigue un curso más complejo y pausado (Lowe, 1966). Durante los primeros tres años de su vida, los jóvenes ciervos disuelven gradualmente sus lazos familiares y se van hacia las vertientes del centro de la isla, que exploran durante los meses estivales. Su área de actividad se establece luego en la vertiente extendiéndose gradualmente hacia abajo a medida que empiezan a aparearse y a ir de un lado para otro con las estaciones. Finalmente, en la senectud, el macho abandona la porción superior y estival del área y pasa todo su tiempo en las zonas bajas.

Otras determinantes del tamaño del territorio

Los estudios empíricos acerca del comportamiento territorial ocasionalmente descubren parámetros inesperados. Van de Assem (1967), por ejemplo, descubrió que los territorios del pez espinoso *Gasterosteus aculeatus* se establecen dobles cuando los machos son introducidos simultáneamente en un acuario, que cuando son introducidos uno por uno. La existencia de un fenómeno similar está indicada por evidencias menos directas en lavanderas blancas *(Motacilla alba)*, mirlos *(Turdus merula)*, y macacos de cola cerduna *(Macaca nemestrina)*. La aglomeración más densa parece ser el resultado, al menos en parte, de la hostilidad reducida de los animales entre sí cuando penetran en un medio extraño al mismo tiempo (Bernstein, 1969; J. R. Krebs, 1971). La tradición y la «personalidad» del propietario del territorio también pueden ejercer una influencia, sobre todo en los mamíferos, que son más inteligentes y viven durante más tiempo. Southwick y Siddiqi (1967) tienen una sugestiva anécdota procedente de observaciones con el macaco rhesus en la India. El área de actividad de cierta tropa cubría 16 hectáreas, mientras que el macho dominante estaba sano, pero bajó a menos de 4 al lesionarse éste. Tan pronto como el jefe murió a consecuencia de las lesiones, un macho originalmente subordinado de la tropa asumió sus funciones, cuando aún el tamaño del área de actividad era reducido.

Territorios anidados

Se conocen organizaciones sociales en que un macho soberano mantiene un territorio subdividido a su vez por las hembras. En los diminutos cíclidos *Apistogramma trifasciatum* (Burchard, 1965) y en algunas especies de saurios del género *Anolis* (Rand, 1967), las hembras defienden sus respectivos dominios, pero no contra el macho. Semejante territorio anidado es realmente un sistema territorial combinado con un orden de dominación.

El fenómeno de la querida enemistad

Un vecino territorial no es ordinariamente una amenaza. Sería provechoso reconocerlo como un individuo, ponerse de acuerdo sobre los límites comunes y desperdiciar la menor energía posible en intercambios hostiles después de esto. En casos donde el efecto de Fraser Darling también es operativo, los límites llegan a ser una importante fuente de estímulos sociales. James Fisher (1954) reconoció la mayor parte de estos principios en las aves cuando estableció que, «El efecto es crear 'vecindades' de individuos que, mientras dominan sus definidas y limitadas propiedades, están unidos firme y *socialmente* a sus vecinos más próximos por lo que en términos humanos podría describirse como querida enemistad o situación de amistad-rivalidad, pero que en términos de las aves podría describirse mejor como estimulación mutua.» La capacidad de las aves en distinguir los cantos de los vecinos de los extraños se ha demostrado pasando grabaciones de ambos tipos de individuos a los machos territoriales, observando las respuestas. Las especies con que se han efectuado pruebas incluyen cardenales, *Richmondena cardinalis* (Lemon, 1967); horneros, *Seiurus aurocapillus* (Weeden y Falls, 1959); chingolo gorgiblanco, *Zonotrichia albicollis* (Falls, 1969); pontífice índigo, *Passerina cyanea* (S. T. Emlen, 1971); carboneros comunes, *Parus major* (J. R. Krebs, 1971); mynahs de las colinas de la India *Gracula religiosa* (Bertram, 1970). En general, cuando la grabación del canto de un vecino se pasa cerca de un macho, no muestra reacciones insólitas, pero el de un extraño le provoca una agitada respuesta agresiva. Pero si el extraño pertenece a una zona remota y su canto a un dialecto distinto, la respuesta es más débil.

El significado adaptativo del fenómeno de la querida enemistad es problemático. No podemos decir que sea conservación de energía, estimulación social, o ambas cosas. Pero dado que el fenómeno es adaptativo, ¿qué mecanismo lo hace posible? Parecen ser tres. El primero de ellos es la simple habituación, la forma de aprender en que las respuestas a un estímulo decrecen en el tiempo a medida que el animal se familiariza con él. En un sentido casi literal, los vecinos se «amansan» uno a otro. La habituación puede reforzarse mediante un segundo efecto descubierto en los seres humanos y en ratas de laboratorio por R. B. Zajonc (1971): simplemente exponiendo repetidamente a un individuo a un estímulo dado proveniente de un objeto es suficiente para aumentar la atracción hacia él.

En otros términos, la fijación puede darse sin refuerzo. Cuanto más se exponen un animal o una persona a estímulos inicialmente neutros, más atractivos llegan a hacerse éstos. Ratas expuestas por Zajonc a cierta clase de música, Mozart o Schoenberg, elegían al final el escuchar a aquel con quien estaban familiarizadas. (Los amantes de la música clásica sintieron un alivio al saber que las ratas no condicionadas elegían a Mozart en vez de Schoenberg). Los seres humanos a los que se proporcionaban palabras sin sentido o ideogramas chinos, al final los calificaban de buenas o malas en comparación con otras palabras e ideogramas presentados a ellos por primera vez. Cuanto más se les presentan rostros de extraños en fotografías, más se ven los sujetos experimentales inclinados a pensar bien de ellos. En pocas palabras, la familiaridad induce sentimientos cálidos. O, como Zajonc lo ha citado: «La familiaridad no cría desprecio. La familiaridad procrea». La probable adaptatividad del efecto puede suponerse con facilidad. Cuanto más algo permanezca cerca sin causar daño, con mayores posibilidades formará parte de un ambiente favorable. En el léxico primitivo de los centros emotivos, lo extraño significa peligro. Quizás sea adaptativo el sentir añoranza en lugares extraños, e incluso sufrir un choque cultural. Y para los animales, parecería prudente tratar con aprecio a un enemigo familiar y relativamente inofensivo.

El tercer mecanismo favorecedor del reconocimiento de la querida enemistad es la convergencia en el dialecto usado. Cuando los mynahs de las colinas de la India establecen territorios próximos entre sí, sus cantos cambian hasta converger en un dialecto (Bertram, 1970). El mismo comportamiento lo exhiben los cardenales americanos, *Pyrrhuloxia sinuata*, los pinzones y los carboneros comunes (Hinde, 1958; Gompertz, 1961; Lemon, 1968). La tendencia parece ser mayor en las especies que permanecen en sus territorios durante los períodos más prolongados de tiempo cada año.

La tolerancia e incluso mutuos intercambios beneficiosos con los vecinos familiares parecen darse al menos en algunos mamíferos, y no debería sorprendernos el hallar que se trata de un fenómeno general. Estes (1969) detectó lo que consideró un paso de saludo cooperativo en la ostentación altamente ritualizada de desafío en los gnús macho. Estos parecen conocerse entre sí como individuos, y el establecimiento de un foráneo en el territorio presenta muchas de las señales externas de la reunión de un club. Los ratones de patas blancas *(Peromyscus maniculatus)* son mucho más hostiles en sus límites territoriales con los extraños que con los viejos vecinos. Healey (1967) ha propuesto que una asociación de vecinos compatibles es la auténtica unidad social entre estos roedores.

TERRITORIOS Y REGULACIÓN DE LA POBLACIÓN

En un informe sobre la dinámica de poblaciones del herrerillo en Holanda, H. N. Kluijver y L. Tinbergen (1953) concluyeron que la territorialidad juega un preciso papel en la regulación de poblaciones. Se dieron cuenta de que el ambiente habitable se divide en áreas que son óptimas para la procreación y otras que no lo son tanto. Kluijver y Tinbergen postularon que los hábitats óptimos soportan a las poblaciones mayores y más densas, lo que sería la zona interna endémica de la especie. Los hábitats subóptimos mantienen poblaciones más diseminadas y menos estables desde un punto de vista de procreación. En la primavera, las aves que llegan primero se establecen en los hábitats óptimos, espaciándose a sí mismas por exclusión territorial hasta llenarse el área. La territorialidad evita la superpoblación protegiendo así a ésta de fluctuaciones excesivas. Kluijver y Tinbergen se referían a la estabilización como amortiguadora. Los que llegan más tarde se reparten por los hábitats subóptimos, donde existen en territorios más esparcidos o vagan como población flotante. Estas poblaciones marginales no se amortiguan. Se reproducen mucho menos, su mortalidad es superior, especialmente en otoño e invierno, y su número fluctúa con mayor amplitud. El hábitat óptimo del carbonero común *(Parus major)*, por ejemplo, está formado por estrechas zonas de bosque muy foliado, mientras que las áreas adyacentes de pinares sirven de hábitat subóptimo.

En una revisión posterior y más detallada sobre la materia, J. L. Brown (1969) consideró los efectos de amortiguación como el desarrollo en tres etapas en la formación de poblaciones de aves:

Nivel 1. A la densidad de población más reducida, los territorios no están circunscriptos por la competencia. Ningún individuo halla obstáculos para establecerse en el mejor hábitat.

Nivel 2. A medida que crece la densidad de población, algunos individuos son excluidos de los hábitats óptimos y se ven forzados a establecer territorios en las áreas habitables más pobres.

Nivel 3. A densidades superiores, algunos individuos no pueden establecer territorios. Existen como poblaciones flotantes que vagan por los territorios establecidos. Brown infirió que éstas forman parte del proceso de amortiguación en los hábitats óptimos, y en inferior medida, de los hábitats menos favorables donde la anidación se da en cualquier extensión. Cuando las aves mueren en sus territorios, las flotantes toman su lugar y mantienen una densidad aproximadamente constante en las áreas habitables.

La literatura está plagada —realmente en exceso— de tortuosas discusiones acerca del papel del territorio en la regulación de las poblaciones. Reducido por ebullición, el argumento gira en torno a si la exclusión regula las poblaciones, o es el alimento el que en último término juega este papel. La cuestión surge a menudo en el sentido de discernir si la natalidad o la mortalidad, condicionadas principalmente por las reservas alimentarias, fluctúan lo bastante como para contrarrestar el efecto amortiguador de la territorialidad. Sin embargo, el problema no presenta grandes dificultades conceptuales si establecemos que se trata una teoría evolutiva, de acuerdo con la teoría de la biología de poblaciones y redactada como para hacerla objeto

de pruebas y modificaciones. El suministro alimentario, según la teoría, es muy probable que sea un factor limitante en última instancia. En algunas especies, como el papamoscas cerrojillo *Ficedula hypoleuca* (von Haartman, 1956), los lugares de anidamiento especializados podrían ser los factores limitantes en última instancia. Cualquiera que sea el recurso, sin embargo, el comportamiento territorial es el mecanismo para defenderlo cuando se halla en escasas cantidades. El efecto de amortiguamiento que causa la estabilidad en las poblaciones es un subproducto del comportamiento territorial. Esto completa la aseveración de la hipótesis relativa a que la territorialidad evoluciona por selección a nivel de individuo.

Una segunda hipótesis en competencia es que la territorialidad evoluciona por selección de grupo, particularmente mediante selección de interpoblaciones. Este modelo también asume que el alimento, o algún otro recurso con menores probabilidades, es el factor limitante en última instancia. La territorialidad es un mecanismo evolucionado por toda la población, incluyendo a los infortunados flotantes, para mantener las densidades de ésta en, o por debajo de los límites que pueda mantener el ambiente. La regulación se consigue al menos en parte por refrenamientos altruistas e incluso autosacrificios, por parte de los flotantes.

Hay muchas evidencias que favorecen la primera hipótesis, la de la selección individual. Consideremos los modelos de Boorman-Levitt presentados en el capítulo 5. A partir de las grandes cantidades de datos relativos a las aves, podemos obtener una amplia idea de la magnitud de la mortalidad individual asociada con la territorialidad, en oposición a la extinción en poblaciones territoriales (véanse, por ejemplo, las revisiones de Lack, 1966; Brown, 1969; y J. R. Krebs, 1971). Estos datos parecen decisivos. La mortalidad diferencial asociada con la exclusión territorial es fuerte, del orden de un 10 % o más por generación, lo bastante elevada como para dirigir la evolución del comportamiento territorial con incluso pequeñas cantidades de componentes de heredabilidad innata en el comportamiento. Las tasas de extinción de la población, en contraste, deben ser muy bajas, incluso si suponemos restringidas vecindades genéticas y tamaños efectivos de población pequeños. La hipótesis de la selección de grupo parece excluirse en al menos la gran mayoría de los casos mejor analizados.

Volviéndonos hacia un escrutinio más estrecho de la hipótesis de la selección individual, deberíamos intentar según un espíritu de fuerte inferencia, excluirla también y por tanto forzar un nuevo examen de las teorías evolutivas existentes. Esta hipótesis podría ser problemática si encontramos que el rendimiento energético de los territorios de alimentación excede las necesidades de los residentes. Frente a intensos riesgos y competencia, debería esperarse que los propietarios del territorio limitaran su defensa a algo más próximo al área de mínimo rendimiento energético suficiente. Si ésto lo realizan las especies en general, el hecho está de acuerdo con la hipótesis de la selección individual. De no hacerlo, se precisa una explicación adicional. Los datos existentes indican que la hipótesis aún está a salvo con esta base. Una gran cantidad de variación en cuanto a área de actividad y a tamaño del territorio en las especies mejor analizadas de aves y mamíferos (véase la tabla 12-1) puede correlacionarse inversamente con la calidad del ambiente, y por tanto con su rendimiento energético. Sin embargo, unas pocas porciones equilibradas en equilibrio cuantitativo de requerimientos y rendimientos energéticos han sido preparadas, del tipo necesitado para un realmente riguroso sometimiento a prueba de la hipótesis. C. C. Smith (1968) halló que el rendimiento de los territorios de las ardillas arborícolas presentaba un promedio de 1,3 veces los requerimientos, y algo más favorable a la hipótesis de la selección individual, 5 de entre 26 territorios medidos presentaban una tasa rendimiento/demanda inferior a 1. En otras palabras, la población como un todo se acumula en contra de su propio límite energético inferior, y la selección individual debe ser fuerte incluso entre los propietarios del territorio que tienen éxito.

Algunos autores han tenido problemas con la libre utilización de las expresiones «regulación» y «dependencia de la densidad», con referencia a la exclusión territorial. Parece que creen que, en orden a cualificarlos como mecanismos de regulación, los territorios de especies en particular deben ser elásticos, por lo que a medida que aumenta la densidad, disminuye el tamaño del territorio, y en consecuencia se reduce el crecimiento de la población de forma gradual como resultado del comportamiento territorial. Mediante esta estricta concepción, no se ve involucrada una auténtica regulación si el ambiente simplemente se llena de territorios no elásticos hasta que de súbito, ya no quede más espacio. Pero la elasticidad no es realmente crucial. La deceleración puede operar de acuerdo con una función continua o con una escalonada. Aunque la primera por sí misma pueda proporcionar la clásica curva logística de crecimiento, ambas relaciones son auténticamente reguladoras y dependientes de la densidad.

La existencia de abundantes territorios subóptimos y de flotantes ha sido actualmente documentada en tantas especies de aves y de mamíferos, pertenecientes a un número tan elevado de géneros y taxones superiores, que debe sugerirse la existencia de un fenómeno muy general, si no universal. La presteza de los flotantes para cubrir las vacantes territoriales ha sido ampliamente demostrada gracias a los experimentos en que los propietarios de los territorios eran simplemente atrapados o cazados a tiros. Los primeros experimentos de eliminación fueron realizados por Stewart y Aldrich (1951), así como por Hensley y Cope (1951). Estos investigadores censaron los machos territoriales de 50 especies de aves en una extensión de 16 hectáreas de bosque de abeto rojo, abatiendo luego a tiros tantas aves como pudieron durante un período de tres semanas. Los resultados fueron sorprendentes: el número total de aves territoriales eliminadas durante el experimento fue tres veces superior al número original estimado como presente. Un efecto similar fue subsecuentemente obtenido para otras clases de aves, incluyendo lagópodos y perdices nivales (Bendell y Elliot, 1967; Watson, 1967; Watson y Jenkins, 1968), os-

treros (Harris, 1970), gallinetas (Holmes, 1966), *Agelaius* (Orians, 1961b), gaviotas (Patterson, 1965), chingolos (Mewaldt, 1964), *Tadorna* (Young, 1964), y herrerillos (Krebs, 1971); ratones de patas blancas (Healey, 1967), ratones campestres (Smyth, 1968), marmotas de América (Lloyd y col., 1964) y otros roedores entre los mamíferos (véase también la revisión de Archer, 1970); peces (Gerking, 1953; Clarke, 1970); y libélulas (Moore, 1964). La evidencia es generalmente fuerte en el sentido de que los flotantes proporcionan el grueso de los reemplazos, en oposición a los que han llegado en último lugar que obtendrían sus propios territorios en cualquier caso. Allí donde los territorios son persistentes, resistiendo alrededor de un año o al menos durante más de un ciclo, es invariable que los jóvenes se vean forzados hacia hábitats marginales y poblaciones flotantes. Datos particularmente detallados sobre el papel de los flotantes han sido proporcionados por los trabajos de J. R. Krebs con el carbonero común (véase también la figura 12-11), así como por Watson, Jenkins y sus colaboradores, con el lagópodo de Escocia. En cada caso, los reemplazos amortiguan la fluctuación en el tamaño de las poblaciones territoriales.

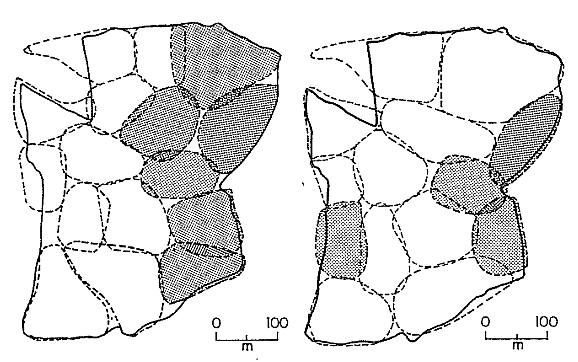


Figura 12-11
Cuando las aves son retiradas de sus territorios, son rápidamente reemplazadas por individuos no territoriales pertenecientes a la misma especie. En este experimento, John R. Krebs disparó contra las seis parejas de carboneros comunes que ocupaban los territorios de las áreas punteadas en el mapa de la izquierda. Durante los tres días siguientes, los residentes que sobrevivieron aumentaron y cambiaron sus dominios, mientras entraron cuatro nuevas parejas (mapa de la derecha). El resultado final fue la restauración de un completo mosaico por el bosque. (Tomado de Krebs, 1971.)

TERRITORIALIDAD INTERESPECÍFICA

La competencia interespecífica es uno de los motores primarios de la evolución social. Cuando dos especies ecológicamente similares se encuentran por primera vez, o coexisten de forma estable, o una elimina a la otra de la zona de solapamiento. Las condiciones para la coexistencia se hallan curiosamente invertidas en la naturaleza. Una especie «tolera» la existencia de la otra si sus propios controles dependientes de la densidad estabilizan la población antes de que la otra especie se aglomere demasiado. Simétricamente, su competidora debe poseer controles dependientes de la densidad lo bastante estrictos como para permitir a la primera especie la sobrevivencia. Idealmente, cada especie posee sus propios controles dependientes de la densidad, y los consideramos como el resultado de diferencias en los nichos de las especies. Supongamos que los nichos de dos especies competidoras difieren en el tipo de alimentación predilecta, y que la escasez nutritiva es el factor dependiente de la densidad primaria. Ambas especies coexistirán si la escasez de alimentos predilectos en cada especie convierte en nulo el crecimiento de la población, antes de que una se acumule por encima de la otra. En esencia se obtiene el mismo resultado cuando son otros requisitos los limitantes, o incluso cuando el control principal es la depredación. Si un depredador *a* detiene el crecimiento de la especie víctima *A*, antes de que *A* elimine a *B*, y el depredador *b* hace lo propio con la *B*, antes de que ésta elimine a *A*, *A* y *B* coexistirán. Nótese que cuando ambos competidores se encuentran por primera vez, las diferencias en el nicho que garantizan la coexistencia son simplemente resultados accidentales de su evolución divergente durante el período anterior al contacto.

Aunque dos especies competidoras puedan demostrar ser básicamente compatibles, por definición reducen la biomasa y el espacio del nicho de la otra. La teoría ecológica al uso enseña que una reducción en el nicho es más probable que tome forma en el que se rinde en alguno de los hábitats al competidor, que en el que se rinde en alguno de los puntos de alimentación preferidos: si la especie *A* ocupa los hábitats *1* y *2*, y la especie *B* ocupa los *2* y *3*, podemos encontrar que la *A* rinde *2* a *B*. También es posible, pero menos probable, que tanto *A* como *B* permanezcan en el hábitat *2*, pero *A* ya no será capaz de utilizar ciertos puntos de alimentación que se encuentren allí (véase la figura 12-12). La adición de sólo un competidor puede reducir rápida y drásticamente el nicho del que se ha hecho cargo una especie. En los estadios iniciales de una agrupación de especies conducente a la formación de una comunidad animal y vegetal, hacen falta competidores que se establezcan en los nichos que sean conjuntos más o menos imperfectos de sus nichos fundamentales (o sea, completamente potenciales). Pueden entonces asegurarse efectos profundos en la evolución social, según se vio ya en el capítulo 3.

De todos los mecanismos competitivos posibles, ninguno es tan dramático en cuanto a efectos iniciales como la territorialidad interespecífica. Cuanto más se parezcan entre sí dos especies territoriales, más probable será que defiendan sus territorios la una de la otra. La razón es simple: los desencadenadores de reconocimientos y agresiones intraespecíficas es más

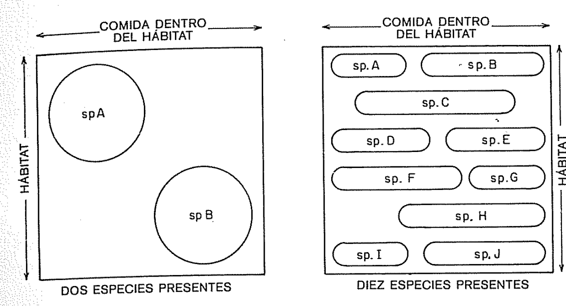


Figura 12-12

Hipótesis de la compresión de la competición interespecífica. A medida que más especies se acumulan en una comunidad (de izquierda a derecha), los hábitats ocupados por especies determinadas disminuyen, pero los objetivos nutritivos aceptables dentro de los mismos no son cambiados. La dieta real puede llegar a restringirse más en el espacio, pero la distribución de los objetivos no es probable que se reduzca. Inversamente, a medida que una especie invade el área pobre de otra a partir de un recurso agrupado (de derecha a izquierda), es primariamente el hábitat utilizado el que se expande. El modelo se aplica sólo a cambios no evolutivos a corto plazo. (Tomado de MacArthur y Wilson, 1967.)

probable que sean lo bastante similares como para estimular el comportamiento territorial. En consecuencia, esta circunstancia plenamente favorable a la territorialidad interespecífica es el primer contacto entre dos especies consanguíneas que hayan evolucionado a partir de una sola especie parental.

La territorialidad interespecífica es relativamente común entre especies de aves y ha sido el tema de diversos cuidadosos estudios por parte de escritores ornitólogos con distintos puntos de vista (Simmons, 1951; Lanyon, 1956; T. H. Hamilton, 1962; Johnson, 1964; Orians y Willson, 1964; Grant, 1966; Cody, 1969; Cody y Brown, 1970; Murray, 1971). También se ha descubierto en hormigas (Wilson, 1971a), langostinos (Bovbjerg, 1970), *Anolis* (Rand, 1967), ardillas (Ackerman y Weigl, 1970), ardillas pertenecientes a los géneros *Tamias* y *Eutamias* (J. H. Brown, 1971), Geomyiidae (roedores) (Miller, 1964) y gibones (Berkson y col., 1971).

Las especies que luchan con otras en los territorios puede esperarse que evolucionen de forma que, en última instancia, reduzcan la interferencia, y que por tanto minimicen la pérdida de eficacia biológica. Las diversas vías evolutivas pueden seguir los caminos que se exponen en la figura 12-13. Este esquema ha sido inferido principalmente a partir de la teoría general de la especiación combinada con estudios de campo en aves. El impacto potencial en la evolución de la territorialidad presenta dos vertientes. La especie dominante, la que vence en la mayor parte o en todas las contiendas, puede evolucionar de forma que se parezca más a la especie subordinada. Las ventajas darwinianas que ganan sus miembros son, una más efectiva exclusión de competidores y cantidades superiores de recursos por unidad de área defendida. Así pues, la territorialidad interespecífica puede ser una de las causas de la *convergencia del carácter,* fenómeno desconcertante reportado en zonas de solapamiento de unos pocos pájaros (Moynihan, 1968; Cody, 1969). En contraste, las especies subordinadas, y bajo ciertas circunstancias también las dominantes, es probable que sufran *desplazamiento del carácter,* una divergencia evolutiva de los competidores en la zona de solapamiento. Murray (1971) ha sugerido las tres alternativas siguientes en que puede producirse el desplazamiento en aves, esquema que podría aplicarse igualmente bien a otros tipos de animales. 1) La especie subordinada evoluciona en el sentido de no luchar más al ser atacada

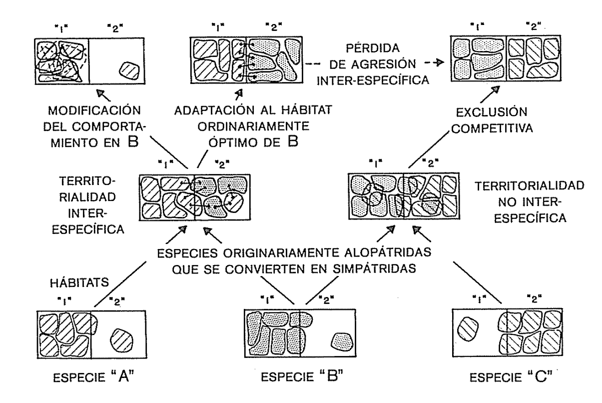


Figura 12-13

Deducción de las vías alternativas que pueden seguirse cuando dos especies territoriales se convierten en simpátridas (imbrican sus distribuciones), después de desarrollarse en distribuciones separadas (alopátridas). Las especies A y B están mejor adaptadas al hábitat 1, mientras que la C, al 2. Si las B y C llegan a ser simpátridas, compiten por el mismo recurso, y no son inter-específicamente territoriales, su ocupación de los hábitats 1 y 2 (centro a la derecha) no persistiría indefinidamente antes de la exclusión competitiva resultante de la segregación del hábitat (arriba a la derecha). Si las especies A y B llegan a ser simpátridas, no compiten por recursos (por ejemplo, alimento, lugares donde anidar) distintos del espacio territorial, siendo interespecíficamente territoriales, por lo que si la especie B está subordinada a la A, se verá expulsada de su hábitat óptimo (centro a la derecha). La especie B, o puede modificar su comportamiento territorial (arriba a la izquierda), o adaptarse a su hábitat subóptimo (arriba en el centro). Si la especie B pierde en consecuencia su territorialismo interespecífico mediante la divergencia resultante de la selección intra-específica para distintos colores, y otras señales de reconocimiento, podría producirse una segregación del hábitat no distinguiblemente distinta de la resultante de la exclusión competitiva. (De Murray, 1971.)

por la dominante. Mientras sea capaz de adquirir recursos suficientes, puede coexistir en los hábitats óptimos con la especie dominante. Esta es evidentemente, la ruta seguida por el mirlo *Agelaius tricolor*, el gorrión *Ammospiza caudacuta* y el carricero común *Acrocephalus scirpaceus*, que viven en estrecha asociación con congéneres dominantes. 2) Una o ambas especies divergen lo bastante en apariencia como para que la agresión interespecífica ya no sea provocada por ninguna de ellas, resultando que la especie primariamente subordinada es capaz de expandirse en su distribución ecológica y de volver a penetrar en los hábitats óptimos. 3) La especie subordinada «renuncia» y se adapta a los hábitats subóptimos, que ahora se convierten en hábitats favoritos. Las relaciones entre territorialidad, divergencia o convergencia evolutiva y estabilidad de la población, se indican en la figura 12-14.

La literatura sobre vertebrados es rica en documentación acerca de cada uno de los diversos resultados posibles de la agresión territorial interespecífica. En el oeste de América del Norte, por ejemplo, el tordo mexicano cabecigualdo *Xanthocephalus xanthocephalus* es dominante sobre el *Agelaius phoeniceus*. Al vivir juntos en los cenagosos hábitats preferidos por ambas especies, los primeros fuerzan a estos últimos a abandonar los puntos de anidamiento más favorables (véase la figura 12-15). Los cabecigualdos también son dominantes al encontrarse en los territorios de alimentación que se hallan lejos de las zonas de crianza (Orians y Willson, 1964).

Alison Jolly (1966) descubrió que el lémur de cola cerduna *Lemur catta* y el sifaka de Verreaux *Propithecus verreauxi*, dos prosimios simpátridos de Madagascar, se enzarzan en un tipo de «juego» agresivo que radica entre la tolerancia y la exclusión territorial plenamente escalonada, donde ambos animales se imponen dentro de su propia especie. El incidente próximo resulta ser típico:

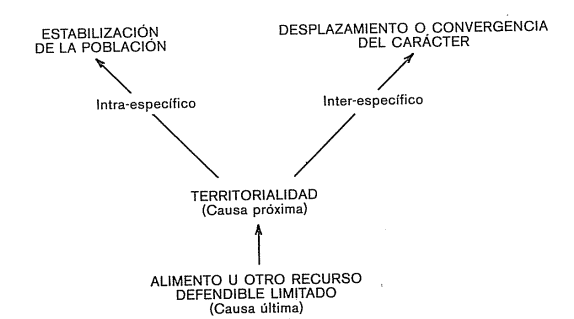


Figura 12-14
Papel mediador jugado por la territorialidad en la convergencia de caracteres y desplazamiento en la evolución de la estabilidad de poblaciones.

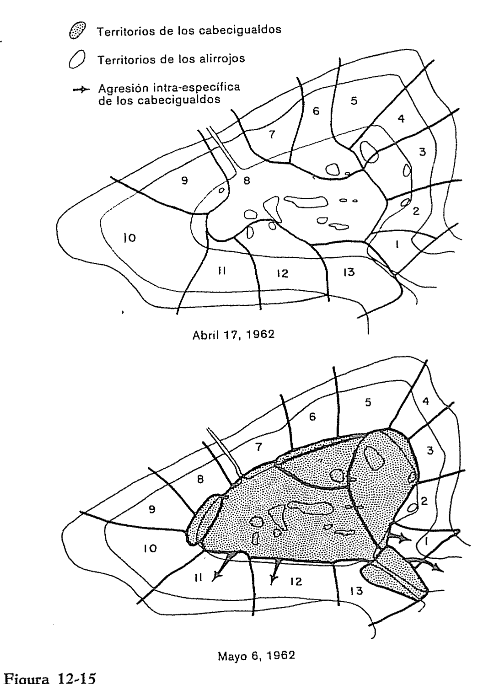


Figura 12-15
Exclusión territorial en dos especies de mirlos. Los cabecigualdos llegados más tarde expulsaron a los alirrojos de las favorecidas zonas centrales de los pantanos. Las flechas indican los lugares donde la agresión de los primeros se dirigió contra otros de la misma especie en lugar de contra los alirrojos. (De Orians y Willson, 1964.)

El 16 y el 24 de agosto de 1963, y de una forma más pausada, el 23 de marzo de 1964, una tropa entera de *L. catta* bloqueó el camino de *Propithecus*, mientras estos últimos devolvieron la importunidad. De nuevo, los animales brincaban hacia los demás, miraban con descaro, efectuaban simulacros de aproximación, pero nunca entraban en contacto. Todo el juego consistía en asaltos y contraataques, mientras los *Propithecus* intentaban pasar a través de la tropa de *L. catta* y éstos querían mantenerse enfrente de aquéllos de cara a la dirección opuesta. Ya que había alrededor de veinte *L. catta* por cinco *Propithecus*, los primeros llevaban ventaja: si un animal no se hubiera adelantado al siguiente movimiento de un *Propithecus*, otro lo hubiera hecho.

No hay motivos para creer que este grado de interferencia afecte seriamente a la estabilidad de la población de ninguna especie. Parece representar una acomodación permanente o un punto de transición en el desplazamiento del carácter.

Capítulo 13

Sistemas de dominación

El comportamiento de dominación es análogo al territorial, diferenciándose en que los miembros de un grupo de animales agresivamente organizados coexisten dentro de un territorio. El orden de dominación, llamado también a veces jerarquía de dominación o jerarquía social, es el conjunto de relaciones de agresión-sumisión mantenidas entre estos animales. La versión más simple posible de jerarquía es el *despotismo:* gobierno de un animal sobre todos los miembros del grupo, sin distinción de rangos entre los subordinados (C. C. Carpenter, 1971). Más comúnmente, las jerarquías contienen múltiples rangos según una secuencia más o menos lineal: un individuo alfa domina a todos los demás, otro beta domina a todos los demás excepto a alfa y así sucesivamente hasta llegar al individuo omega del extremo inferior, cuya existencia puede depender simplemente de mantenerse alejado del camino de sus superiores. Las redes son a veces complicadas debido a elementos triangulares o a otros circulares (figura 13-1), pero tales distribuciones parecen ser a priori menos estables que el despotismo o los órdenes lineales. De hecho, Tordoff (1954) halló que los lazos triangulares establecidos en primer lugar por una bandada cautiva de piquituerto común *(Loxia curvirostra)* eran disruptivos, por lo que cambios en el orden los reemplazaron cada vez más por cadenas directas. El orden de dominación en una bandada de gallos reunida por Murchison (1935) fue al principio inestable, conteniendo elementos triangulares, pero se estableció luego según un orden lineal lentamente cambiante (figura 13-2). Ivan Chase (comunicación personal), obtuvo evidencias directas de que las jerarquías de cadena directa pueden desembocar en una superior eficacia del grupo. Cuando tríadas de hembras formaban un orden de domi-

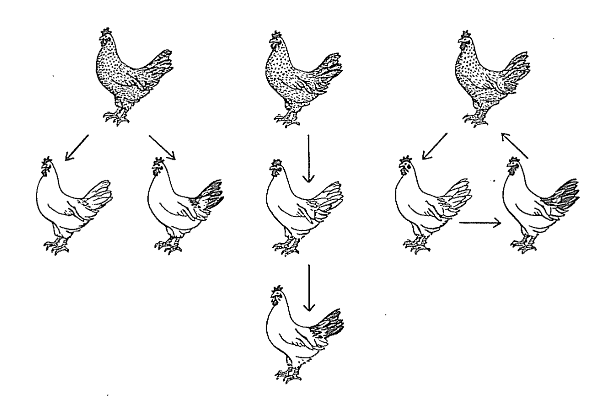


Figura 13-1

Tres formas elementales de fundación de redes en los órdenes de dominación. Las redes más complejas se constituyen a partir de combinaciones de tales elementos. (De Wilson y col., 1973.)

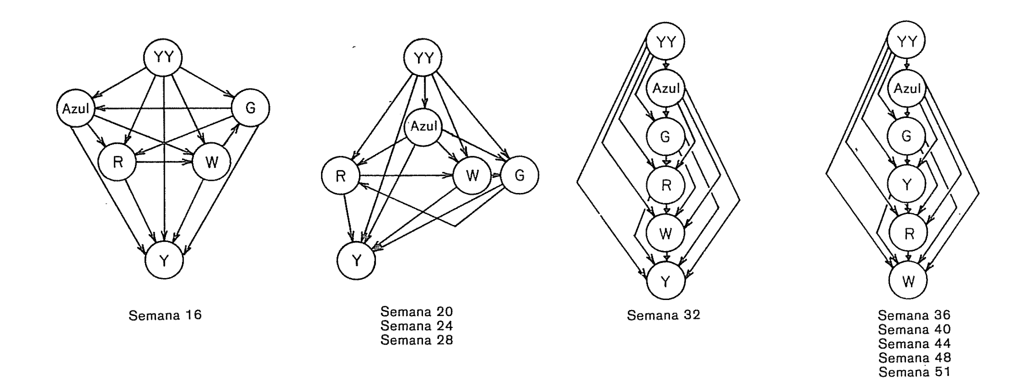


Figura 13-2
Variaciones en la jerarquía de bandadas recién formadas de gallos. Las subredes triangulares originan un orden lineal más estable. Las letras y el nombre «Azul» designan a los gallos individuales. (Tomado de Murchison, 1935.)

nación lineal, cierta cantidad de alimento era devorada rápidamente por el ave alfa, asistido en algunas ocasiones por el beta. Cuando el orden era circular, sin embargo, las hembras comían cautelosamente, estando los individuos con frecuencia desplazados entre sí, siendo el alimento consumido de forma más lenta.

Las jerarquías se forman en el curso de los encuentros iniciales entre animales, por medio de repetidos desafíos y peleas. Pero después de que se haya establecido esto, cada individuo da paso a sus superiores con un mínimo de intercambios hostiles. La vida del grupo podría eventualmente llegar a ser pacífica como para ocultar la existencia de esta distribución de rangos al observador, hasta que se produjera alguna crisis menor que forzara a una confrontación. Las tropas de babuinos, por ejemplo, a menudo marchan durante horas sin ostentar intercambios lo bastante hostiles como para revelar su jerarquía. Entonces, en un momento de tensión, como la disputa de una porción de alimento, se revela bruscamente el rango, apareciendo con detalle gráfico en lugar de como una imagen en un papel fotográfico sumergido en líquido revelador.

Las sociedades de algunas especies están organizadas según *jerarquías absolutas de dominación,* en las que el rango es el mismo adonde vaya el grupo y en cualquier circunstancia. Una jerarquía absoluta cambia sólo cuando los individuos ascienden o descienden por la clasificación a través de interacciones con sus rivales. Otras sociedades, por ejemplo grupos apiñados de gatos domésticos, desarrollan *jerarquías relativas de dominación,* donde los individuos de rango superior ceden ante sus subordinados cuando estos últimos están próximos a sus lugares personales de sueño (Leyhausen, 1956, 1971). Las jerarquías relativas con desviaciones espaciales tienen un carácter intermedio entre las jerarquías absolutas y la territorialidad.

En su forma más estable y pacífica, la jerarquía es a menudo mantenida por señales de «status». La identidad del macho director en una jauría de lobos es inconfundible por la forma en que mantiene la cabeza, orejas y cola, y la forma confiada, con la cabeza por delante, en que se aproxima a los otros miembros del grupo. Controla a los subordinados en la gran mayoría de encuentros, sin ninguna ostentación de abierta hostilidad (Schenkel, 1947). De forma similar, el macho dominante de macaco rhesus mantiene una postura elaborada que pone de manifiesto su rango: cabeza y cola enhiestas, testículos bajos, movimientos corporales lentos y deliberados, todo ello acompañado de un escrutinio resuelto pero medido de los otros monos que se cruzan en su campo de visión (Altmann, 1962).

Finalmente, el comportamiento de dominación está mediado no sólo por señales visuales, sino también por señales acústicas y químicas. Mykytowycz (1962) halló que en los conejos europeos *(Oryctolagus cuniculus),* el grado de desarrollo de la glándula submandibular crece con el rango del individuo. Mediante el roce de la superficie inferior de la cabeza contra otros objetos del suelo, el macho dominante marca el territorio ocupado por el grupo con la secreción de sus propias glándulas submandibulares. Recientes estudios de un comportamiento similar en falangeros voladores y ciervos mulos indican que las territoriales y otras feromonas agonísticas de estas especies, son mezclas complejas que varían grandemente entre los miembros de la misma población (Schultze-Westrum, 1965; Wilson, 1970). Como resultado, los individuos son capaces de distinguir sus propias sustancias olorosas de las de otros.

HISTORIA DEL CONCEPTO DE DOMINACIÓN

El desarrollo del concepto de dominación, que cubre un período de unos 170 años, ha progresado desde una idea elemental basada en los animales simples, hasta una compleja y cambiante teoría basada en los animales más complejos. Los órdenes de dominación fueron explícitamente reconocidos en primer lugar por el entomólogo suizo Pierre Huber (1802), en su estudio pionero acerca de los abejorros. Notó que cuando una reina pone los huevos, algunas de las obreras intentan robarlos y devorarlos, pero la reina usualmente repele a estos intrusos con gran furia. Observaciones similares fueron realizadas por una larga lista de investigadores posteriores. El entomólogo austríaco Eduard Hoffer (1882-1883) descubrió que las relaciones de dominación entre los abejorros son predecibles y ordenadas. Según él lo describiera: «El castigo es casi siempre administrado con las patas y mandíbulas, y los individuos culpables nunca intentan siquiera defenderse, dirigiéndose todos sus esfuerzos hacia la fuga más rápida posible. El castigo es en ocasiones tan duro, que la pobre criatura es seriamente herida o incluso muerta.» Una vez que el robo de huevos ha sido rechazado durante unas pocas horas, los intentos por parte de las obreras «se hacen menos frecuentes, cesando finalmente; y los mismos pequeños insectos que previamente habían intentado por todos los medios destruir los huevos recién puestos, se convierten en guardianes atentos y cuidadores de sus embriones hermanos y hermanas; los mantienen calientes y les proporcionan alimento continuamente».

Los primeros observadores de los abejorros se vieron desconcertados por lo que parecían impulsos hacia la conservación y el constreñimiento. Huber ofreció una hipótesis sorprendentemente nueva que invoca al control dependiente de la densidad del tipo conceptuado como «convención social» por Wynne-Edwards. Estableció que «los abejorros son los mayores insectos que se alimentan de miel; y que si su número se duplica o triplica, los otros insectos no hallarán alimento, y quizás sus especies puedan ser destruidas.» Pérez (1899), sin embargo, consideró el hecho de devorar los huevos como una simple evidencia de comportamiento egoísta por parte de las obreras y por tanto, de imperfección en el orden social. Existe aún otra explicación, quizás más directa, que involucra una función adaptativa hacia la colonia como un todo. Lindhard (1912), al confirmar y extender unas observaciones de Hoffer, registró un caso en que una reina de *Bombus lapidarius* extrajo el huevo de una obrera rival y lo ofreció como alimento a una larva regia. Dándose cuenta también de que pocos huevos, de existir alguno, depositados por las obreras, llegaban a sobrevivir, lanzó la hipótesis de que tales huevos no llegan a desarrollarse, sino que sirven a modo de «alimento regio» para las reinas en ciernes. De existir alguna verdad en esta conclusión, está de acuerdo con la ocurrencia general de huevos tróficos depositados por las obreras en otros tipos de Hymenoptera sociales (Wilson, 1971a).

El significado general de los estudios con abejorros no fue apreciado por aquel entonces y no entró en la corriente principal de la literatura sobre el comportamiento. Quedó para el biólogo noruego Thorleif Schjelderup-Ebbe (1922, 1923, 1935) el enfrentarse de nuevo con los vertebrados. Experimentando con aves domésticas demostró que los miembros de la bandada se reconocen entre sí en base a recuerdos que pueden llegar a durar hasta dos o tres semanas. En el transcurso de encuentros agresivos establecen el «orden de picoteo», mediante el cual se determinan rígidamente el acceso al alimento y a los lugares de descanso. Durante los años 1930 y 1940, Carl Murchison, Warder C. Allee, Nicholas E. Collias y sus asociados, extendieron en gran medida los conocimientos sobre las aves domésticas registrando el desarrollo de las jerarquías en las bandadas, analizando estadísticamente los factores que determinan el rango de los individuos y experimentando con los efectos de los andrógenos sobre la agresión y la dominación. Otros investigadores, sobre todo C. R. Carpenter, J. T. Emlen, D. W. Jenkins, Bernard Greenberg, E. P. Odum y J. P. Scott, describieron las jerarquías tanto en grupos confinados como en libertad, de otros tipos de aves y vertebrados. Hacia 1949, cuando Allee y Alfred E. Emerson escribieron la primera síntesis sociobiológica auténticamente moderna como parte de su contribución a *Principles of Animal Ecology*, las jerarquías de dominación de la elemental forma del orden de picoteo fueron universalmente consideradas como un mecanismo básico de organización social en animales, y los investigadores estuvieron buscando ávidamente en todas direcciones para descubrir nuevos ejemplos. Los órdenes de dominación fueron descubiertos de nuevo en los insectos sociales por G. Heldmann (1936a, b) y L. Pardi (1940), estudiando ambos la avispa europea *Polistes gallicus*. Es irónico y constituye un comentario de calidad episódica en la Historia de la Ciencia en general, que Pardi, cuyo trabajo devolvió realmente el concepto de dominación a la Zoología de invertebrados, fuera influenciado no por los primeros trabajos acerca de los abejorros, sino por los últimos experimentos con aves domésticas.

Serias dificultades en el concepto de dominación aparecieron tan pronto como la idea se extendió a la vida social más compleja de los primates, por parte de Zuckerman (1932) y Maslow (1936, 1940). La atracción sexual y la selección fueron fuertemente implicadas en las interacciones agresivas; de hecho, Zuckerman postuló que eran la fuerza que obligaba a la sociabilidad de los primates. Maslow descubrió que los babuinos y los macacos utilizan actos homosexuales como una ritualizada forma de agresión, presentando los subordinados sus traseros de la forma receptiva femenina en señal de sumisión y conciliación. Algunos escritores (sobre todo Schenkel, 1947; Altmann, 1962) reconocieron entonces que, tanto en primates como en lobos, se usan ricos repertorios de señales para denotar el status, de forma no directamente acoplada con las interacciones agresivas. Las señales de status fueron consideradas como metacomunicativas, indicando a otros animales la historia pasada del individuo que efectúa la ostentación, así como su espectación acerca del resultado de confrontaciones

futuras. DeVore y Washburn (1960) modificaron conjuntamente la interpretación hobbesiana de las jerarquías de dominación de los primates, resaltando que los subordinados, así como los dominantes, viven en paz durante la mayor parte del tiempo, en primer lugar porque las reglas evolucionadas del comportamiento jerárquico producen sistemas sociales estables, y en segundo término debido a que las ventajas de pertenecer a un grupo rebasan en mucho las desventajas de estar subordinado. Además, la existencia de pandillas de compañeros y de alianzas entre ciertos animales subordinados y dominantes, sirven para mitigar todavía más los efectos de la subordinación.

Como los investigadores profundizaron, los estudiosos del comportamiento de los primates hallaron que el concepto de orden de dominación era cada vez menos satisfactorio, tanto como esquema explicativo como mecanismo para analizar el comportamiento individual. En los años 1960 K. R. L. Hall, I. S. Bernstein, Thelma Rowell, J. S. Gartlan y otros, iniciaron una nueva aproximación al estudio del status, en que los papeles de las clases de individuos estaban identificados y clasificados. Por ejemplo, un macho puede servir como animal de «control» (Bernstein, 1966), manteniendo vigilancia, interponiéndose entre un intruso y el grupo y acabando con las peleas entre miembros del mismo, incluso no ejerciendo dominación agresiva hacia otros miembros de la tropa en el sentido escrupuloso y tradicional. Existen de hecho animales de control en tropas de monos capuchinos de frente blanca *(Cebus albifrons)*, aunque no se hayan detectado órdenes de dominación. Michael Chance y Clifford Jolly (1970) resaltaron que el papel de ciertos animales es el de centros de atracción que determinan la geometría y la orientación de las tropas de primates. (Los papeles merecerán especial atención en el capítulo siguiente.)

Otro tipo de complicación totalmente distinta ha sido la hallada en los insectos sociales, que se origina a partir de la sutil acción recíproca entre comportamientos altruista y egoísta en estos animales con una elevada selección de grupo. Montagner (1966) halló, por ejemplo, que existe una peculiar forma de jerarquía de dominación en las avispas superiores pertenecientes al género *Vespula*. El intercambio de alimento líquido es el medio de la jerarquía, y las obreras luchan, a veces agresivamente, por el privilegio de recibir el contenido de los buches de otras obreras, que lo regurgitan. Esta ostentación de aparente comportamiento egoísta entre los miembros de la casta de las obreras no es típico de los insectos sociales en general, y no puede ser fácilmente explicado mediante la teoría de la selección natural. Es cierto que las obreras de *Vespula* ponen algunos huevos que se convierten en machos, y es al menos concebible que los individuos dominantes perpetúen los genes «egoístas» subyacentes en el comportamiento de dominación contribuyendo más en los huevos de lo que los comparten. Con toda certeza, las jerarquías de dominación aparecen pronto en el crecimiento de la colonia, mucho antes de que los huevos masculinos sean depositados, existiendo sólo una vaga correlación positiva entre el desarrollo ovárico y el rango de dominación. Pero la dominación puede interpretarse todavía como un comportamiento egoísta basado en los genes favorecidos de la línea hereditaria obrera-macho. Sin embargo, emerge una segunda explicación del fenómeno, claramente altruista, cuando la organización de la colonia se examina como un todo. Montagner ha demostrado que las jerarquías de dominación son la base de una eficiente división de las labores entre las obreras. Las obreras de «bajo rango» son quienes consiguen alimento y los materiales para la construcción del nido, cediéndolos a las obreras de rango superior al entrar en el nido. Estas últimas permanecen en el mismo, atendiendo a las larvas y construyendo y reparando las celdillas de crianza. Así pues, el comportamiento de dominación sirve de mecanismo para parcelar el trabajo de la colonia, y se podría suponer razonablemente que esto contribuye al vigor de la colonia como un todo. Una organización jerárquica similar, basada en el intercambio de alimento líquido y asociada con el desarrollo ovárico, ha sido descubierta en la hormiga *Formica polyctena* por Lange (1967). A diferencia de *Vespura*, *Formica* no despliega una agresión abierta en sus interacciones.

El caso de *Formica polyctena* constituye una transición entre el de *Vespula* y una más sutil pero interesante situación en la abeja *Apis mellifera*. En esta última especie también existe un tipo de «jerarquía de dominación» en cuanto a intercambio de alimento, por el cual el alimento fluye de las buscadoras de alimento hasta las abejas neutras que cuidan de las crías. No hay agresión abierta y la mayor parte de abejas cambian su status, a medida que se hacen mayores, desde abejas neutras «dominantes» que cuidan a las crías hasta buscadoras de alimento «subordinadas». Lo más importante es que las obreras no contribuyen normalmente a la producción de zánganos, por lo que podemos descontar la hipótesis de los genes egoístas. En resumen, lo que parece ser comportamiento egoísta al considerarse en pocos individuos a lo largo de un corto período de tiempo, es con más claridad comportamiento altruista al interpretarse a nivel de colonia durante un período más prolongado de tiempo. Otros casos de agresión en las colonias de insectos, particularmente los asociados con la iniciación de los vuelos nupciales, pueden ser explicados de forma similar como mecanismos de integración social evolucionados gracias a la selección a nivel de colonia (Wilson, 1971a, 1974c).

En la discusión subsecuente evitaremos temporalmente semejantes complicaciones, centrando nuestra atención en las formas de comportamiento de dominancia mediadas por la agresión, e inferencialmente basadas en la selección natural a nivel de individuo.

EJEMPLOS DE ÓRDENES DE DOMINACIÓN

Las jerarquías de dominación, como los territorios, están distribuidas de forma altamente irregular por todo el reino animal. Entre los invertebrados, las jerarquías parecen limitarse prin-

cipalmente a las obreras más avanzadas desde un punto de vista evolutivo caracterizadas por un gran tamaño corporal (Allee y Dickinson, 1954; Lowe, 1956). Entre los insectos, las jerarquías están desarrolladas de forma más clara en especies completamente sociales, aunque primitivamente organizadas, como abejorros y avispas (Wilson, 1971a; Evans y Eberhard, 1970). Crane (1957) ha reportado interacciones agresivas no territoriales entre mariposas macho de helicónidos, pero las interpreta como un «simple fragmento de la parte apetitiva del cortejo». La dominación se da en unas pocas especies de arañas bajo peculiares circunstancias. Los machos de algunas especies, como *Diaea dorsata*, pelean por acceder a la hembra (Braun, 1958). Cuando los machos de la especie *Lynyphia triangularis* se encuentran en la red de la hembra, usan sus desarrollados quelíceros para luchar. Al residir en la tela durante uno o dos días, el macho ganador también llega a dominar a la hembra (Rovner, 1968). Los pagúridos contienden por la posesión de las conchas de moluscos que utilizan como refugio, forma de agresión que podría clasificarse tanto de territorialidad como de dominación, ganando por lo común los individuos mayores (Hazlett, 1966, 1970). Ciertos crustáceos *(Cambarellus, Procambarus)* son ordinariamente territoriales, pero al verse forzados a estar muy juntos forman netas y estables jerarquías lineales de dominación (Lowe, 1956; Bovbjerg, 1956).

Muchos tipos de peces muestran una transición similarmente fácil entre defensa territorial y orden de dominación. Sin embargo, aquellos que normalmente viven en cardúmenes no se organizan en jerarquías, al menos sin basarse en un reconocimiento individual que confiera una naturaleza estable (Thines y Heuts, 1968; McDonald y cols., 1968; McKay, 1971). Cuando ciertos anuros, incluyendo a la rana leopardo *Rana pipiens* y a la rana de uñas *Xenopus laevis* (especie africana), se acercan demasiado en aglomeración, forman jerarquías de dominación (Haubrich, 1961; Boice y Witter, 1969). La cuestión sigue siendo si tales especies se agregan en la vida libre. T. R. Alexander (1964) ha observado un comportamiento próximo al orden de dominación natural, en el sapo gigante *Bufo marinus*. Cuando los individuos de una población libre se reúnen alrededor de platos de comida dejados para ellos, pelean y se desplazan mutuamente de acuerdo con un orden consistente. Otros miembros del género de batracios *Rana*, como *R. catesbeiana*, en ocasiones comen en muy próxima vecindad, pero ninguno de estos actos, que yo sepa, ha sido organizado mediante interacciones agresivas.

Los órdenes de dominación, de naturaleza relativamente estable y basados, al menos en parte, en la memoria, han sido documentados en virtualmente todos los grupos de aves que comen en bandada o descansan en comunidad (Armstrong, 1947; Crook, 1961; Crook y Butterfield, 1970). De forma similar, la gran mayoría de especies de mamíferos que forman grupos con algún grado de complejidad social, también muestran dominación (Tembrock, 1968; Crook y col., 1970). Las jerarquías están bien desarrolladas en canguros y ualabies (La Follette, 1971), roedores (Calhoun, 1962; Barnett, 1963; Archer, 1970), pinnípedos (Peters y Bartholomew, 1967; Le Boeuf y Peterson, 1969a), y ungulados (de Vos y col., 1967; Schaller, 1967; Estes y Goddard, 1967; Geist, 1971). La literatura sobre dominación en los primates es vasta, pero las buenas revisiones de la mayoría de especies en este sentido, han sido preparadas por Alison Jolly (1966, 1972a), Cartlan (1968), Poirier (1970), Chance y C. J. Jolly (1970), y Baldwin (1971). En general, los prosimios (particularmente lémures) y los monos del Viejo Mundo presentan jerarquías desde moderadas hasta fuertes, los monos antropoides han desarrollado jerarquías débilmente, y las especies de monos del Nuevo Mundo oscilan en gran medida, con algunas que carecen de jerarquías conjuntamente con otras que muestran órdenes desde moderados hasta débiles.

Examinemos un pequeño conjunto de casos históricos de especies determinantes, seleccionados tanto por diversidad genética, como por la representación que proporcionan de algunas de las variantes extremas que se dan en las relaciones de dominación.

Gallo doméstico *(Gallus gallus)*

El gallo doméstico común, designado en ocasiones como *Gallus domesticus*, desciende de poblaciones de gallos rojos silvestres *(G. gallus)*, un ave menor que vive en el suelo y se distribuye desde la parte septentrional del centro de la India e Indochina, hasta Sumatra. La forma domesticada fue la primera especie de vertebrado donde las relaciones de dominación se investigaron sistemáticamente (Schjelderup-Ebbe, 1922), habiendo sido la más intensivamente estudiada de todas las especies animales desde entonces. Durante los pasados 30 años A. M. Guhl y sus asociados de la universidad del Estado de California se han concentrado en casi cualquier aspecto concebible sobre el tema; la mayor parte de sus resultados clave y revisiones se dan en Guhl (1950-1968), Guhl y Fisher (1969), Craig y col. (1965), Craig y Guhl (1969), y Wood-Gush (1955). El comportamiento social de las gallinas es relativamente simple y está basado en gran medida en el orden de dominación. Tan pronto como se crea una nueva bandada por parte del experimentador, empieza la lucha por el poder. La jerarquía que se forma rápidamente es, en sentido literal, el orden de picoteo: las gallinas mantienen su status picoteando o mediante un desafiante movimiento hacia un oponente, con la evidente intención de atacar de esta forma. Las aves de rango superior se ven claramente recompensadas con una superior eficacia biológica. Ganan prioridad de acceso hacia el alimento, lugares de anidamiento, de descanso, y gozan de mayor libertad de movimientos. Los machos dominantes se aparean con una frecuencia muy superior que los subordinados. Pero las hembras dominantes lo hacen con una frecuencia algo inferior que las otras, pues ostentan posturas de sumisión y recepción hacia los machos de forma menos consistente. No obstante, la aptitud de las hembras dominantes puede que sea superior debido a las ventajas ganadas en el acceso al alimento y los nidos, más que

compensantes. Los machos forman una jerarquía separada que está por encima de la de las hembras. La explicación adaptativa para esta disyunción es que se facilita el apareamiento: los machos subordinados a las hembras no son capaces de copular con ellas. La heredabilidad de la capacidad de pelear ha sido bien documentada. Existe una intensa variabilidad genética en este rasgo, tanto entre como dentro de las diversas razas de esta especie. Constituye un interesante comentario sobre la evolución de la dominación el que los criadores de volatería seleccionen líneas que depositan más huevos, lo que produce también gallinas más agresivas. En otras palabras, los criadores simplemente han escogido las aves dominantes, que incidentalmente tienen mayor acceso a los nidos (McBride, 1958).

El tamaño crítico de una bandada de gallinas es diez. En bandadas por debajo de esta cifra, tal y como demostraron Schjelderup-Ebbe en su trabajo original, se dan elementos cuadrados y triangulares y los órdenes lineales resultantes son estables durante períodos de meses. En las bandadas que rebasan esta cifra, los elementos enlazados son comunes y la jerarquía sigue variando en una proporción relativamente elevada. Sin embargo, pueden darse revueltas y variaciones rápidas incluso en los grupos más pequeños, cuando una o más de las gallinas subordinadas son inyectadas con proprionato de testosterona. Para las gallinas es una ventaja vivir en una jerarquía estable. Los miembros de bandadas mantenidas en desorden mediante reemplazamientos experimentales comen menos, pierden más peso cuando su dieta se recorta, y ponen menos huevos. Las gallinas se recuerdan entre sí lo bastante bien como para mantener la jerarquía durante períodos de sólo dos o tres semanas. Si se ven separadas por períodos más largos, restablecen los órdenes de dominación como si fueran extrañas. Sin embargo, una gallina puede eliminarse repetidas veces durante cortos intervalos de tiempo, y reinsertarse más adelante sin que su rango cambie.

¿Hasta qué punto los órdenes de picoteo de la gallina doméstica reflejan la condición social ancestral? Collias y col. (1966) observaron bandadas de gallinas rojas silvestres a las que se había permitido distribuirse libremente por las áreas de exhibición del Zoo de San Diego. Hallaron que la población como un todo estaba dividida en varias bandadas que mantenían territorios extremadamente estables centrados en los lugares de reposo de las mismas. Aunque las bandadas eran grandes y cambiaban rápidamente de composición debido a la mortalidad, los territorios de las mismas seguían siendo los mismos. Los lugares de descanso más específicos contenían entre 5 y 20 aves en cualquier momento dado. Pero la auténtica unidad social básica, observada también en estado silvestre en la India y Ceilán por Collias y Collias (1967), es un macho dominante acompañado de una o varias gallinas y, a menudo, por uno o más gallos subordinados que le siguen a cierta distancia. Así pues, los grupos naturales de estas aves, independientemente de las contenciones en cuanto a apareamiento y lugares de descanso, caen fácilmente dentro de la distribución de Schjelderup-Ebbe para las jerarquías estables de dominación.

Ranas leopardo *(Rana pipiens)*

Los animales territoriales forzados a vivir muy próximos en encierros de laboratorio, o como resultado de condiciones ambientales poco usuales, típicamente vuelven hacia una forma primitiva de orden de dominación. Boice y Witter (1969) registraron un ejemplo típico del fenómeno en la rana leopardo. Los animales encerrados juntos muestran ligeras precauciones entre sí hasta que se les presenta el alimento. Entonces, los dominantes, ordinariamente los mayores, se lanzan hacia las posiciones más favorables y mantienen un claro espacio alrededor de sí mismos apartando a los competidores. Esto se cumple gracias a lo que parecen ser empujones intencionados con las patas delanteras. Cuando se dan a comer al grupo gusanos terrícolas, los machos dominantes responden más rápidamente y con una superior frecuencia de éxitos. Si una rana de rango superior cae lejos del gusano al saltar, vuelve con gran rapidez, mientras que una de rango inferior usualmente se queda parada durante largos períodos de tiempo. Las ranas de aproximadamente el mismo rango, ocasionalmente se muerden mientras luchan por el mismo gusano. *Rana pipiens*, al igual que otras ranas y sapos observados en agregaciones temporales, no utilizan ostentaciones agresivas especiales o de status durante las interacciones de dominación.

Avispas *(Polistes)*

En las sociedades de insectos primitivos prevalecen la competición y la disputa, lo que conduce a la aparición de una sola hembra, la reina, la cual domina físicamente al resto de miembros adultos de la colonia. En las sociedades de insectos más avanzadas, particularmente aquellas donde existen grandes diferencias entre la reina y la casta de las obreras, la primera también ejerce control sobre estas últimas, pero usualmente de forma más sutil exenta de agresión abierta. En muchos casos, como en la abeja, avispones, y muchas hormigas y termes, la dominación se consigue por medio de feromonas especiales que inhiben el comportamiento reproductor, así como el desarrollo de miembros inmaduros de la colonia hacia la casta real. El cambio gradual desde lo que podría considerarse dominación brutal, hasta los sistemas más refinados del control regio, es uno de los rasgos evolutivos más claros que presentan los insectos sociales en su totalidad (Wilson, 1971a).

La existencia de un primitivo sistema de dominación en la avispa europea *Polistes gallicus* fue dilucidada gracias a los estudios de Heldmann (1936a, b), quien halló que cuando dos o más hembras empiezan a anidar juntas en primavera, una de ellas empieza a actuar como ovipositora, mientras que la otra asume el papel de obrera. La reina funcional se alimenta más de los huevos dejados por sus compañeras que viceversa, ejerciendo así una forma de dominación reproductora. Pardi (1940, 1948) descubrió que la reina establece su posición y controla a las otras avispas mediante un comportamiento agresivo directo, y analizó esta forma de organización social

en detalle. El comportamiento de dominación ha sido documentado en *P. chinensis* por Morimoto (1961a, b), *P. fadwigae* por Yoshikawa (1963), y *P. canadensis* y *P. fuscatus* por Mary Jane West Eberhard (1969). La relación entre los miembros adultos de la colonia de *Polistes* es una forma en cierto modo más elaborada y estereotipada que la de las colonias de abejorros. En lugar de simple despotismo por parte de la reina, existe en la mayoría de casos un orden lineal de categorías que involucra a una ovipositora principal, la reina, y a las restantes hembras asociadas, las auxiliares, que forman series graduadas en cuanto a frecuencias relativas de puesta de huevos, búsqueda de alimento y construcción de panales (tabla 13-1). Los individuos dominantes reciben más alimento cuando éste se intercambia, ponen más huevos y trabajan menos. Establecen y mantienen su rango mediante series de encuentros agresivos frecuentemente repetidos. A baja intensidad, el intercambio es simplemente una cuestión de postura; el individuo dominante se alza sobre sus patas a un nivel superior del de su subordinado, mientras que éste baja sus antenas. A intensidades elevadas se produce el golpeteo de patas, y a la intensidad más alta, las avispas se agarran e intentan aguijonearse entre sí. Durante las breves peleas, los contendientes pierden pie en el nido a veces y caen al suelo. Las lesiones son raras, aunque Eberhard observó una vez a una hembra de *P. fuscatus* muerta durante una lucha. Los conflictos más severos se producen entre avispas de casi el mismo rango y durante los primeros días de la asociación, cuando el nido está siendo construido por primera vez. A medida que pasa el tiempo, las avispas se amoldan con más facilidad a sus funciones, y los intercambios agresivos se hacen más suaves, menos frecuentes, y a veces adquieren naturaleza puramente de pose. Cuando las primeras obreras adultas emergen del estado pupal durante los últimos estadios del desarrollo de la colonia, sus relaciones con las fundadoras son invariablemente subordinadas y carentes de violencia. Las obreras también forman jerarquías entre ellas; las que nacen primero tienden a dominar a sus compañeras de nido más jóvenes. Si la hembra alfa es eliminada, las auxiliares próximas más superiores intensifican sus hostilidades hasta que uno de sus números llegan a ser dominantes de forma inequívoca; entonces, los intercambios vuelven a su nivel previo. Eberhard (1969) halló que la especie tropical *P. canadensis* difiere de todas las especies templadas estudiadas hasta la fecha, en que sus contiendas son más violentas, dando como resultado que las perdedoras abandonen el nido para intentar fundar un nido por sí mismas en cualquier otra parte. Las reinas también dependen menos de la técnica indirecta del consumo de huevos para mantener el control reproductor. Así, *P. canadensis* se acerca a una condición de auténtico despotismo, mientras que las especies templadas estudiadas hasta la fecha poseen una organización de la colonia que pueden caracterizarse como una difícil oligarquía.

Las hembras dominantes de las colonias de *Polistes* mantienen sus status reproductores superiores por tres medios: demandan y reciben la mayor parte de alimento cuando se hace escaso; depositan el mayor número de huevos en las celdillas recién construidas; y sacan y devoran los de las subordinadas cuando estas rivales consiguen depositarlos en celdillas vacías. El tamaño y grado de desarrollo de los ovarios está vagamente relacionado con el rango de la avispa (Pardi, 1948; Deleurance, 1952; Gervet, 1962). Cuando una hembra baja de rango, también sus ovarios disminuyen de tamaño. Es tentador pensar que la subordinación conduzca a una disminución del desarrollo ovárico simplemente debido a que el individuo reciba menos alimento; en otras palabras, ella estará sujeta a una «castración nutricional» del tipo originalmente concebido por Marchal (1896, 1897). El mismo efecto podría conseguirse mediante el fenómeno relacionado de la «castración por el trabajo», donde las subordinadas se ven forzadas a invertir la mayor parte de sus reservas energéticas en la búsqueda de alimento y en la construcción del nido (Plateaux-Quénu, 1961; Spradbery, 1965). Pero la cuestión es mucho más compleja que todo esto.

Tabla 13-1

División del trabajo de acuerdo con el rango, en un grupo de hembras fundadoras de la colonia de la avispa cartonera Polistes fuscatus, *observado durante 26 horas de luz diurna, entre el 18 de mayo y el 14 de junio de 1965. (De Eberhard, 1969.)*

Número de identificación	Rango de dominación	Número de huevos depositados	Número de huevos ajenos devorados	Número de nuevas celdas iniciadas	Tasa de búsqueda de comida (cargas por hora de observación)	Número de cargas recibidas de las asociadas
13	1	9	4	0	0,08	25
34	2	5	2	1	0,50	20
35	3	0	0	1	1,41	0
28	4	0	0	2	1,56	5
15	5	0	0	8	1,80	3
6	6	0	0	0	1,22	1
18	7	0	0	0	1,50	0

La falta de energía y el desarrollo ovárico muy probablemente jueguen algún papel en el establecimiento del rango de una avispa, pero otros factores son al menos igualmente importantes. Cuando Gervet (1956) sometió al frío a las reinas de *P. gallicus* durante la noche, de forma que inhibiera la producción de huevos pero no la actividad diurna, conservaròn su status dominante. Sin embargo, dejaron más celdillas vacías, lo que estimuló el desarrollo ovárico de las subordinadas. Deleurance (1948) fue capaz de eliminar todos los ovarios de los individuos dominantes de *P. gallicus* mediante cirugía, aún cuando este tratamiento no afectara a su rango. Así pues, el rango parece determinar el desarrollo ovárico, mientras que lo contrario no es cierto. Además, los resultados de Gervet excluyen la posibilidad de que el desarrollo ovárico esté controlado de forma directa por la nutrición. Lo que evidentemente importa más es el control del comportamiento sobre las celdillas de crianza vacías. Pero lo que a cambio determina este fenómeno más puramente fisiológico no está del todo claro. La experiencia parece tener algo que ver al respecto, pues las primeras hembras que llegan a los nuevos lugares de anidamiento tienden a dominar a las rivales posteriores. También es cierto, como se ha hecho constar previamente, que las obreras más viejas tienen tendencia a dominar a sus compañeras de nido más jóvenes.

Los despotismos y las jerarquías de dominación en *Bombus* y *Polistes* tienen muchas cualidades en común con las sociedades de vertebrados organizadas agresivamente. Pero ¿también son similares al basarse en el reconocimiento de los individuos y en el recuerdo de experiencias pasadas? Esta es al menos una posibilidad teórica en las colonias menores de *Bombus* y *Polistes,* que contienen desde muchas hasta unas pocas decenas de individuos. Este es un factor posible en las colonias de insectos de unos pocos cientos de individuos, donde las reinas y auxiliares de rango elevado constituyen una pequeña compañía de seleccionados que permanecen cerca de las celdillas reproductoras activas y que, de todas formas, permanecen en contacto frecuente. Sin embargo, se hace muy difícil concebir esto en las sociedades mayores de insectos. Sakagami (1954) observó una ligera hostilidad entre las abejas obreras cuando la reina estaba ausente, pero no pudo observar evidencias de una jerarquía de dominación regular como la de *Polistes.* Arguyó que, debido a la presencia de decenas de miles de obreras, pocas de las cuales viven más de un mes, semejante sistema complejo de relaciones personales es algo imposible. El razonamiento de Sakagami es correcto hasta cierto punto, pero no excluye un sistema de dominación más vago basado en la variación de la agresividad individual, en oposición a las relaciones aprendidas y emparejadas.

Monos araña *(Ateles geoffroyi)*

Los monos del Nuevo Mundo no han alcanzado los grados de complejidad social que se dan en los monos más avanzados del Viejo Mundo y monos antropoides. Los monos araña pueden considerarse típicos en cuanto a las relaciones de dominación difusas y sordas que muestran (Eisenberg y Kuehn, 1966). Cuando la agresión se produce, los miembros de un grupo se desafían entre sí agitando ramas, tosiendo, meneando las cabezas, siseando e incluso rugiendo. Los animales se dan manotazos y patadas, y a veces se infligen cortes con sus caninos o se muerden duramente con los incisivos. Los dominantes en ocasiones persiguen a los subordinados. Sin embargo, este comportamiento abiertamente agresivo se produce de forma más bien rara. Los machos tienden a ser dominantes sobre las hembras, y los adultos sobre los jóvenes, pero el orden no es lineal y es difícil de definir a partir de los infrecuentes y a menudo impredecibles intercambios de semejantes. *Ateles geoffroyi* no emplea la presentación y la monta agresiva, las posturas del status, o ninguna de las otras señales altamente ritualizadas de desafío y conciliación tan usadas por los macacos y babuinos, entre los monos del Viejo Mundo. El aseo no es común, y los animales de alto rango asean más de lo que ellos son aseados, al revés de lo que sucede en la mayoría de otros monos. El macho adulto a menudo detiene las peleas entre los demás, pero por otro lado no desempeña el papel de animal de control. En resumen, la organización social relativamente simple del mono araña se refleja en su sistema de dominación infrecuentemente usado y primitivo.

Gálagos de cola grande *(Galago crassicaudatus)*

Refiriéndose a los prosimios, los más primitivos de los primates vivientes, encontramos un sistema de dominación incluso menos ordenado que el del mono araña. En un grupo de ocho gálagos observados por Pamela Roberts (1971) en el Duke Primate Facility, los machos no se aseaban, y un individuo dominaba de forma despótica a los otros tres. Las hembras se aseaban a menudo y ostentaban un intenso comportamiento de dominación, pero las relaciones eran oscilantes. En un caso, una hembra dominó a otra mayor y generalmente más agresiva. En lugar de un auténtico sistema de dominación, Roberts interpretó la base de la sociedad de gálagos como de «preferencias y aversiones individuales.»

Microciprínidos *(Poeciliopsis)*

Esta corta lista de ejemplos se cierra con toda propiedad con un caso realmente aberrante, elegido para sugerir cómo el comportamiento de dominación puede integrarse, mediante un medio inesperado, en los comportamientos sexual y social. *Poeciliopsis* es uno de los grupos de vertebrados (otros incluyen a las salamandras del género *Ambystoma* y a ciertos saurios de los géneros *Cnemidophorus* y *Lacerta*) que presentan complejas especies unisexuales-bisexuales. Esto significa que, además de las especies normales ancestrales, que permanecen bisexuales, existe una línea de hembras partenogenéticas que es ginogenética, es decir, que produce otras hembras sin fertilización. Los

individuos unisexuales de *Poeciliopsis*, sin embargo, requieren de la inseminación por parte de los machos de la especie bisexual para producir huevos, aun cuando el esperma sirva estrictamente de estímulo y no tenga éxito en la fertilización de los mismos. En los cardúmenes bisexuales, los machos dominantes muestran una preferencia casi absoluta por las hembras normales. Los machos subordinados, que son de ordinario los individuos menos maduros y experimentados, inseminan a las hembras unisexuales. Así pues, la «especie» ginogenética se mantiene de forma parásita mediante la explotación del sistema de dominación de la especie parental (McKay, 1971; Moore y McKay, 1971).

PROPIEDADES ESPECIALES DE LOS ÓRDENES DE DOMINACIÓN

El principio de xenofobia

La relativa calma de una jerarquía de dominación estable oculta una unión potencialmente violenta contra los extraños. El advenedizo constituye un desafío al status de todos los animales del grupo, y es tratado de acuerdo con ello. El comportamiento cooperativo alcanza un máximo entre los residentes al repeler a este intruso. La visión de un ave extraña, por ejemplo, da energía a una bandada de ánades canadienses, evocando toda la panoplia de desafíos acompañados de repetidas aproximaciones y retiradas (Klopman, 1968). Los granjeros que crían gallinas están bien enterados de las implicaciones prácticas de la xenofobia. Un ave nueva introducida en una bandada sufrirá, a no ser que sea raramente vigorosa, ataques durante días, mientras se ve precipitada al status más bajo. En muchos casos simplemente fallecerá sin mostrar apenas resistencia. El experimento de Southwick (1969) citado en el capítulo 11, demostró que la aparición de un recién llegado es el medio más efectivo de incrementar el comportamiento agresivo en una tropa de macacos rhesus, estando la mayor parte de la hostilidad dirigida hacia el foráneo. El comportamiento humano proporciona algunos de los mejores ejemplos del principio de xenofobia. Los extraños constituyen casi siempre una fuente de tensión. En caso de representar un desafío físico, especialmente hacia la integridad territorial, aparecen ante nosotros como una fuerza diabólica, monolítica. Los esfuerzos se dirigen entonces a reducirlos a un status subhumano, por lo que pueden ser tratados sin escrúpulos. Son los mentecatos, los parias, y no como nosotros, otra subespecie con toda seguridad, una fuerza despiadada centrada en nuestra destrucción que debe ser enfrentada con igual falta de humanidad si debemos sobrevivir. Incluso los amables bosquimanos se distinguen a sí mismos como los ¡Kung! los seres humanos. A este nivel de «buenos sentimientos», los procesos mentales de los seres humanos y de los macacos rhesus pudieran muy bien ser neurofisiológicamente homólogos.

La paz de una fuerte jefatura

Los animales dominantes de algunas sociedades de primates usan su poder para provocar luchas entre los subordinados. El fenómeno ha sido descrito explícitamente en los macacos rhesus y en los de cola cerduna (Bernstein y Sharpe, 1966; Tokuda y Jensen, 1968) y en los monos araña (Eisenberg y Kuehn, 1966). En los monos ardilla esta función controladora parece operar en ausencia del carácter dominante (Baldwin, 1971). Las especies organizadas según el despotismo, como los abejorros, avispas, avispones, y peces territoriales artificialmente aglomerados y saurios, también viven en paz relativa debida al poder generalmente reconocido del tirano. Si el animal dominante es eliminado, la agresión aumenta espectacularmente a medida que los subordinados de igual rango luchan por la posición máxima.

El deseo del poder

En una amplia gama de mamíferos agresivamente organizados, desde elefantes marinos, ungulados mantenedores de harenes, y leones, hasta langures, macacos, y babuinos, los machos jóvenes son rutinariamente excluidos por sus dominantes mayores. Dejan el grupo e incluso vagabundean como nómadas solitarios, o se unen a manadas de solteros. Como máximo son difícilmente tolerados por las fronteras del grupo. Y, predeciblemente, son los machos jóvenes los que también constituyen los elementos emprendedores, agresivos, y problemáticos. Compiten entre ellos por la dominación en el grupo, y a veces forman bandas separadas y pandillas que cooperan en la reducción del poder de los machos dominantes. Incluso las personalidades de los machos difieren en las dos categorías. Los machos «funcionales» de una tropa de macacos japoneses permanecen calmados y desinteresados al serles mostrado un objeto nuevo, con lo que no corren el riesgo de perder su status. Son las hembras y los animales jóvenes los que exploran nuevas áreas y experimentan con los nuevos objetos. Los paralelismos con la conducta humana han sido anotados por varios escritores, pero más explícita y persuasivamente por Tiger (1969) así como por Tiger y Fox (1971).

Inercia social

Cuando animales extraños son obligados a permanecer juntos, son frecuentes al principio las interacciones agresivas. Con el tiempo, las hostilidades disminuyen en frecuencia, y a una tasa estable de disminución, el número de interacciones por unidad de tiempo llega a ser aproximadamente constante. La mitigación gradual de la agresión se debe a la clasificación que les cae en suerte a los individuos, y a la habituación a señales más y más familiares proporcionadas por estos individuos. Guhl (1968) ha conceptuado la viscosidad de semejantes sistemas estables como inercia social. Un animal que intente cambiar su posición en una jerarquía fija de dominación, es menos pro-

bable que tenga éxito que si lo realizara durante los estadios primarios y fluidos de la formación de la jerarquía.

Jerarquías anidadas

Las sociedades que están divididas en unidades pueden presentar dominación, tanto dentro como entre los componentes. Así pues, las bandadas de *Anser albifrons* desarrollan un orden de rango de los distintos subgrupos (padres, parejas sin prole, jóvenes libres) superimpuesto al orden del rango dentro de cada uno de los subgrupos (Boyd, 1953). Las hermandades de pavos silvestres compiten por la dominación, especialmente en los terrenos de ostentación, y dentro de cada hermandad, los hermanos establecen un orden de rango (Watts y Stokes, 1971). El juego en equipo y la competición entre las tribus humanas, los negocios y las instituciones, también se basan en las jerarquías anidadas, en ocasiones estrechamente organizadas según varios niveles más o menos autónomos.

LAS VENTAJAS DE SER DOMINANTE

En el lenguaje de la Sociobiología, dominar es tener prioridad de acceso a las necesidades vitales y de reproducción. Esta no es una definición circular, sino el establecimiento de una fuerte correlación observada en la naturaleza. Con raras excepciones, el animal agresivamente superior desplaza al subordinado del alimento, de las parejas y de los lugares de anidamiento. Sólo resta por establecer que este poder realmente aumenta la eficacia biológica de los animales que lo poseen. A este respecto, la evidencia está completamente clara.

Consideremos para empezar la simple cuestión de obtener alimento. Las palomas torcaces *(Columba palumbus)* se alimentan típicamente en bandadas. Las aves solitarias se ven atraídas por la visión de un grupo que esté comiendo en el suelo, y sin lugar a dudas hay gran ventaja en seguir el liderazgo de otros en conseguir alimento. Las aves dominantes se sitúan en el centro de la bandada. Murton y col. (1966) notaron que estos individuos se alimentan con mayor rapidez que aquellos que están en los bordes de la bandada, y especialmente que aquellos del borde más externo, que constantemente interrumpen sus picoteos para mirar hacia el centro que avanza. Disparando a las palomas hacia el ocaso poco antes de que volaran hacia sus puntos de descanso, Murton y sus colaboradores establecieron que las aves subordinadas acumulan menos alimento. De hecho, tienen sólo lo bastante para la noche, estando en peligro de perecer si la temperatura desciende durante la misma o el mal tiempo impide la búsqueda de alimento durante el siguiente día.

Sin estudios sistemáticos que incluyan una evaluación de esta cuestión, es imposible aventurar el que la relación entre status y capacidad de conseguir alimento sea algo crucial. Estudios relativos al cuidado maternal en ovejas y renos han revelado que las hembras de baja clasificación se hallan entre los animales más pobremente alimentados, y también entre las madres más necesitadas (Fraser, 1968). El orden de tetada de los cochinillos es una jerarquía de dominación alimentaria en el microcosmos, con una base adaptativa aparentemente directa. Durante la primera hora de su vida los cochinillos compiten por posiciones de lactancia que, una vez establecidas, se mantienen hasta el destete. Los pequeños se esfuerzan, usando los incisivos y caninos de leche, por arañarse unos a otros (McBride, 1963). Las preferencias se dirigen hacia los pezones anteriores, que proporcionan más leche que los posteriores y mantienen a los cachorrillos ligados a ellos lejos de las pisadas de los cuartos traseros de la madre. Cuanta más leche reciba el joven cerdo, más pesará en el momento del destete. El gradiente de leche proporcionado por los pezones probablemente sea suficiente como para proveer una presión selectiva en el sentido de evolución de la competencia. Gill y Thomson (1956) hallaron que los cuatro cochinillos más anteriores estudiados en cada una de las series de ocho camadas, obtuvieron una media del 15,3 % más de leche que los cuatro posteriores. Los que ocupaban los tres pares de pezones más anteriores obtuvieron un 83 % más de la leche que el pequeño grupo relegado a los tres o cuatro pares más posteriores. No es motivo de sorpresa el hecho de que los cochinillos capaces de modificar las preferencias por los pezones durante la lactancia temprana, cambiaron su posición hacia adelante. Los estímulos de orientación mediante los cuales los cochinillos hallan con rapidez sus posiciones correctas, incluso cuando los pezones están parcialmente ocultos a la vista y cubiertos de barro, no han sido establecidos con certeza, pero por un proceso de eliminación parece estar involucrado el olor. Los cochinillos se ven a menudo refregando sus hocicos contra la mama y alrededor del pezón, y McBride ha insinuado la intrigante cuestión de que puedan estar depositando una sustancia olorosa personal.

Los órdenes de tetada también han sido reportados en los gatos, pudiendo estar involucrado algún grado de dominación. Los gatitos hambrientos se desafían y se arañan cuando uno atraviesa la vecindad de sus pezones personales. Ewer (1959), quien hizo un estudio especial del fenómeno, cree que la función de la fijación en los pezones es de eficacia nutritiva, lo que auxilia a la reunión minimizando el tiempo y el esfuerzo. También, la fijación asegura que siempre habrá un pezón en funcionamiento para cada gatito, desde el preciso instante que uno de ellos dejado sin usar durante varios días cesa de dar leche. A pesar de lo cierto que pueda ser esto, también pudiera darse el caso de que los cuatro pares de pezones más posteriores de la madre, fueran los más ricos en leche. El que estos gradientes sean suficientes como para establecer una competición por los pezones adaptativa no se conoce. Los órdenes de tetada son menos que una distribución completa filogenética. Se han buscado sin éxito, por ejemplo, en perros (Rheingold, 1963), en el vivérrido *Suricata suricatta* (Ewer, 1963), la rata gigante africana *Cricetomys gambianus* (Ewer, 1967), y *Tupaia glis* (Martin, 1968).

Las evidencias que favorecen la hipótesis de la ventaja de la dominación en la competencia reproductora son aún más persuasivas. Un reciente experimento de DeFries y McClearn (1970) con ratones de laboratorio debería exponerse para clarificar la cuestión. Se formaron grupos de tres machos, reconocibles por marcas genéticas, y tres hembras. En cada una de las replicaciones los machos pelearon durante uno o dos días, estableciendo rígidas jerarquías. La relación entre dominación y eficacia biológica, como se detectó gracias a las marcas genéticas en la descendencia, fue espectacular. En 18 de los 22 grupos formados, el macho dominante engendró a todas las camadas. En tres de las tríadas, un macho subordinado engendró una camada, mientras que sólo en un caso un macho subordinado tuvo éxito en engendrar dos camadas. Los machos dominantes, constituyendo la tercera parte de la población, fueron los padres del 92 % de la descendencia. Correlaciones similares, algunas fuertes y otras débiles, han sido reportadas en los sistemas de dominación del gallo doméstico (Guhl y col., 1945), ratas de alcantarilla (Calhoun, 1962), conejos (Myers y col., 1971), elefantes marinos y otros pinnípedos (Le Boeuf, 1972), y venados, carneros merinos y otros ungulados (Schaller, 1967; Geist, 1971).

Las ventajas reproductoras conferidas por la dominación están protegidas incluso en las sociedades más complejas. Las hembras de los babuinos anubis copulan con machos jóvenes y subordinados durante la época de hinchazón parcial de sus partes genitales. Pero los cinco o diez días de máxima hinchazón, cuando se produce la ovulación, sólo los machos más dominantes de la tropa copulan con ellas (DeVore, 1971). La poliginia caracteriza a muchas culturas humanas primitivas y está generalmente asociada con otras formas de dominación del comportamiento. Las esposas suplementarias son tradicionalmente la recompensa para la hazaña del macho, juzgado usualmente por patrones materiales y para la longevidad. Entre los indios Yanomamos del Brasil estudiados por James Van Neel y asociados (Neel, 1970; McCluer y col., 1971), los hombres políticamente dominantes engendran un número muy desproporcionado de descendencia. Ya que la poliginia se ve acompañada de una sustancial cantidad de infanticidios femeninos, las mujeres se hallan en número reducido, por lo que muchos varones se ven obligados a permanecer solteros o a realizar incursiones en otros poblados (lo que, por supuesto, incrementa la escasez en los poblados invadidos). Los Yanomamos se sienten obligados a traficar con esposas, e intentan hacerlo con los linajes más poderosos de cada poblado. La fertilidad familiar se ve así aumentada por el hecho de que los hombres jóvenes pertenecientes a una familia políticamente fuerte poseen muchas hermanas y hermanastras, las cuales pueden constituir objeto de tráfico para asegurar su propia poligamia. Este sistema ¿puede realmente promover la evolución de una dominación del comportamiento? Neel nos proporciona el siguiente provocativo comentario: «Incluso con la feliz incidencia de un gran emparentamiento, la abierta competición para el liderazgo en una comunidad india desembocaría, probablemente, en uno basado no ya en accidentes de natalidad, sino en características innatas, mucho más que en nuestra cultura. Nuestra impresión es que los indios poliginios, especialmente los hombres preponderantes, tienden a ser más inteligentes que los que no lo son. Su progenie también suele sobrevivir más. La poliginia pues, parece representar un mecanismo efectivo para ciertas clases de selección natural. Esto podría implicar resultados cuantitativos para sostener esta afirmación.»

El valor adaptativo de la prioridad de acceso a los lugares de anidamiento y a los refugios es una hipótesis que no se puede probar con la misma facilidad. Existen evidencias convincentes, con todo, en el caso de la barnacla canadiense *(Branta canadensis)*, debidas a Collias y Jahn (1959). La hembra elige el lugar donde anidar, siendo escoltada por el macho más agresivo de que pueda disponer. Las parejas que se hallan abajo del rango son repetidamente desalojadas del lugar de anidamiento por las otras aves, y sus intentos de apareamiento son significativamente retrasados. Los salmónidos *(Salmo trutta* y *S. gairdneri)* dominantes estudiados por Jenkins (1969), disfrutaban de una mayor diversidad de corrientes y refugios que los subordinados. Ya que el número de grupos que están jerárquicamente organizados es función simple de las áreas donde se puede vivir, presentes a lo largo de los canales de corriente, parece más probable que el pez dominante sea el que disfrute de las tasas de supervivencia más elevadas.

El animal de rango más elevado en una jerarquía también se halla bajo una tensión general menor. De cualquier forma, invierte menos energía enfrentándose a conflictos, siendo menos probable que adolezca de hiperfunciones endocrinas. Erickson (1967) encontró, por ejemplo, que los individuos del centrárquido *(Lepomis gibbosus)* subordinados iniciaban menos actos agresivos que los dominantes; y en la medida que ellos eran el objetivo de la agresión, desarrollaron glándulas interrenales mayores, fuente de corticosteroides en los peces. Dos clases de machos en los macacos rhesus observan el comportamiento agresivo menor: los individuos de rango más bajo, quienes permanecen en la periferia de la tropa y son excluidos sistemáticamente de los mejores alimentos y de los lugares de descanso, y los machos dominantes, que disfrutan de sus privilegios con un esfuerzo mínimo. La tensión y el antagonismo son mayores en los machos de rango medio, quienes están continuamente esforzándose para ascender en las jerarquías de dominación (Kaufmann, 1967).

Finalmente, el rango en ocasiones acarrea hechos que pudieran mejorar aún más el valor de la sobrevivencia. Entre los macacos, las hembras dominantes son las beneficiarias del comportamiento de hacer de tía. El aseo, que sirve como una operación básica de limpieza así como una señal social, es recibido por los animales dominantes de ambos sexos más de lo que es prodigado. En los macacos rhesus, el orden en el rango puede medirse con confianza por la direccionalidad del aseo (véase la figura 13-3).

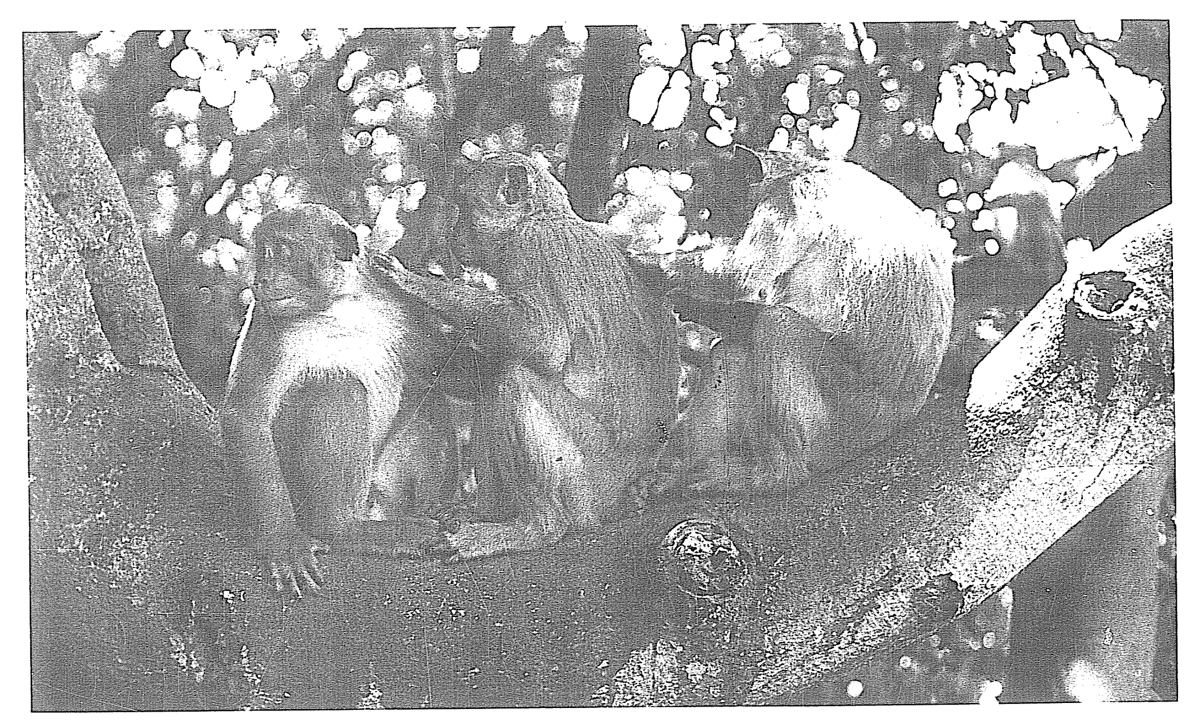


Figura 13-3
El orden en el rango de los macacos rhesus machos es revelado por la dirección del aseo. Los monos que lo ejecutan en este trío son de rango ascendente de derecha a izquierda. (De Kaufmann, 1967.)

LAS COMPENSACIONES DE ESTAR SUBORDINADO

La derrota no abandona a un animal a un futuro sin esperanzas. La ontogenia del comportamiento de las especies parece diseñada para dar a cada perdedor una segunda oportunidad, y en algunas de las formas sociales más avanzadas, el subordinado sólo necesita esperar su turno para ascender de jerarquía. El recurso más frecuente, desde los insectos hasta los monos, es la emigración. Un principio común que recorre los vertebrados, es que los juveniles y los adultos jóvenes son los que tienen más probabilidades de ser excluidos de los territorios, de hallarse en el extremo inferior de los órdenes de dominación y por tanto, de vagar como población flotante y subordinada en los bordes del grupo. En las sociedades más cerradas tales vagabundos son preponderantemente machos. La emigración es una forma común de control de la población dependiente de la densidad. La teoría de la selección natural enseña que cuando el comportamiento migratorio está programado para que se dé en ciertos estadios de la vida y a ciertas densidades de la población, e implique una expedición hacia el exterior en oposición a una mera deriva sin ningún propósito, las probabilidades de éxito por parte de los migrantes son al menos iguales que las de aquellos animales de alguna forma equivalentes que se quedan en el lugar de origen. De forma totalmente coincidente, los migrantes juegan un papel

clave en la dispersión de los genes entre poblaciones y extendiendo las fronteras de la especie. Contribuyen a la turgencia biogeográfica, por la cual la especie como un todo mantiene su extensión máxima y su densidad superior. Ciertos autores, notablemente Christian (1970) y Calhoun (1971), han imputado un potencial incluso mayor a los subordinados y migrantes. Los vagabundos son los que con más probabilidad colonizarán los nuevos hábitats, experimentarán nuevas formas de adaptación, aprenderán con mayor rapidez y ajustarán la capacidad cultural de la especie mediante asimilación genética. Los desterrados, para dar a la idea su forma más estricta, constituyen el filo cortante de la evolución. Esta es una hipótesis atractiva, pero que aún queda en el terreno de la especulación. Es igualmente fácil elaborar un modelo en que el centro de «establecimiento» de la población cuente para la mayor parte de la evolución. Es en el centro donde hallamos la mayor cantidad de diversidad genética. Allí, las áreas habitables son más extensas y ecológicamente diversas, mientras que las densas y relativamente estables poblaciones que las habitan están sujetas a la máxima variedad de interacción social entre los individuos. A partir de tales ingredientes, la evolución puede conducir a cada una de las cualidades identificadas con los desterrados en el modelo alternativo. Para refinar y probar éstas e incluso otras, las hipótesis en competencia siguen siendo una tarea importante en la Sociobiología.

Otras funciones de los subordinados puede definirse que sean probablemente adaptativas para los dominantes pero no para los subordinados. Los individuos omega pueden servir a modo de «sumidero de agresión». Bernard Greenberg (1946) halló que cuando un *Lepomis cyanellus* (centrárquidos) subordinado, no territorial, es retirado del acuario, los restantes residentes territoriales aumentan las interacciones agresivas entre sí. Cuando un pez extraño es introducido, se convierte en un nuevo objetivo de los ataques. Este efecto de omega es no obstante artificial, puesto que aquellos peces subordinados en poblaciones que se distribuyan con libertad, puede esperarse que se vayan y establezcan territorios en un hábitat menos óptimo.

La selección del parentesco podría proporcionar los medios por los cuales la subordinación paga un beneficio genético. Si un animal que tiene pocas posibilidades de triunfar por sí mismo elige el servir a un pariente próximo, esta estrategia puede aumentar su aptitud inclusiva. Un ejemplo concreto es el proporcionado por los insectos sociales. Cuando las hembras fértiles de las avispas pertenecientes al género *Polistes* emergen de la invernación y empiezan a buscar un lugar donde anidar, tienden a establecerse en las inmediaciones del nido donde nacieron el verano anterior. Grupos de estas avispas, muchas de las cuales son hermanas, comúnmente cooperan en la fundación del nuevo nido, asumiendo una el papel dominante de la puesta de huevos, y las demás transformándose en obreras funcionales. Esta subordinación voluntaria no es fácil de explicar incluso en el caso de que las hembras asociadas fueran hermanas totales, pues la hembra subordinada debería cuidar a sus sobrinas con un coeficiente de relación de $^3/_8$, mientras que podría decidirse por cuidar a sus propias hijas y compartir unos lazos de $\frac{1}{2}$. La pieza que falta en la teoría ha sido proporcionada por lo que podríamos llamar la «hipótesis de la solterona», ideada por Mary Jane West (1967). West apunta que las hembras de *Polistes* que hallan el nido presentan una gran variación en cuanto a desarrollo ovárico, y que el rango en la jerarquía de dominación varía directamente con el desarrollo. Además, es cierto que la mayoría de nuevos nidos de *Polistes* fracasan. En consecuencia, la probabilidad de que una hembra de baja fertilidad establezca y lleve a un nido hasta la madurez puede ser simplemente tan baja que es más provechoso, medido según la aptitud inclusiva, para estos individuos de riesgo elevado, subordinarse a sí mismos a parientes femeninos en las asociaciones de fundadoras.

En otras sociedades encontramos incentivos directos para que los subordinados permanezcan con su grupo. Los macacos y babuinos individuales no pueden sobrevivir demasiado tiempo por sí mismos, sobre todo fuera de las áreas donde duermen, y no tienen casi ninguna probabilidad de aparearse. Como demostraron Stuart Altmann y otros, incluso un macho de rango inferior come bien si pertenece a la tropa, teniendo posibilidades ocasionales de copular con hembras en estro. Además, la paciencia puede transformar media hogaza en una entera, pues los machos dominantes envejecen y mueren. El gallo lira europeo *Lyrurus tetrix* incluso observa un tipo de sistema de antigüedad en los terrenos de ostentación: los machos añales ocupan los territorios periféricos, que atraen a nuevas hembras; a los dos años de edad se mueven en posiciones de segundo rango cerca del centro; y a los tres años, tienen la oportunidad de llegar a ser machos dominantes (Johnsgard, 1967). El cambio de los machos dominantes puede ser un fenómeno general. Fraser Darling observó que los ciervos machos no comen mientras reúnen su harén. Después de dos semanas pueden ser fácilmente derrocados por un macho más fresco y a menudo más joven. Entonces se retiran y vagan hacia un territorio superior para alimentarse, recuperar fuerzas e incluso intentarlo otra vez. Los impalas machos dominantes también se desgastan con rapidez, rindiéndose a los rivales más frescos o cayendo víctimas de los depredadores.

Muchas clases de monos poseen lo que Eisenberg y sus colaboradores (1972) han denominado sistema masculino graduado por la edad, que esencialmente es la misma secuencia de antigüedad existente en el gallo lira. En el mismo, un macho solo y mayor tolera a los machos más jóvenes, pudiendo cooperar con ellos incluso en la búsqueda de alimento y en la defensa del grupo. Cuando el macho alfa se debilita o expira debido a la edad o a las lesiones, uno de los lugartenientes mayores ocupa su puesto. La organización masculina graduada por la edad ocupa aparentemente una posición intermedia en la evolución, entre la sociedad de un solo macho, donde éste no tolera a los subordinados, y la sociedad de muchos machos, en que disfrutan aproximadamente del mismo rango. La mayoría de ejemplos conocidos se encuentran entre macacos, driles

Tabla 13-2
Correlaciones del orden en el rango de dominación.

Especie	Factor	Grado de correlación	Recurso controlado	Autoridad
INSECTOS				
Escarabajo hércules *(Dynastes hercules)*: machos	Tamaño	Alto	Hembras	Beebe (1947)
Avispas cartoneras *(Polistes* sp.): hembras	Secuencia de llegada al lugar de fundación del nido (sólo las reinas)	Alto	Alimento, derechos de oviposición	Pardi (1948), Eberhard (1969), Wilson (1971a)
	Edad, como secuencia de emergencia en el nido (sólo obreras)	Alto	Alimento	Pardi (1948), Eberhard (1969), Wilson (1971a)
Reinas parásitas	Las reinas de especies parásitas dominan a las de las huésped debido a su mayor fuerza y resistencia	Alto	Alimento, derechos de oviposición	Scheven (1958); véase cap. 17
Abejorros (*Bombus* sp.): hembras	Tamaño, casta y desarrollo ovárico (todos muy correlacionados)	Alto	Alimento, derechos de oviposición	Free (1955, 1961)
	Victoria o derrota en encuentros previos	Bajo	Alimento, derechos de oviposición	Free (1955, 1961)
Reinas parásitas	Las reinas de especies parásitas dominan a las huésped por una persistencia y capacidad defensiva superiores	Alto	Alimento, derechos de oviposición	Plath (1922), Free y Butler (1959), Wilson (1971a); véase capítulo 17
Abejas sin aguijón *(Melipona quadrifasciata)*: hembras	Casta	Alto, probablemente total	Alimento, derechos de oviposición	Sakagami, Montenegro, y Kerr (1965)
Hormigas: reinas (hembras), entre especies de *Formica y Myrmica*	Tamaño	Alto	Lugares donde anidar	Brian (1952)
CRUSTÁCEOS				
Langostas *(Jasus lalandei)*	Tamaño	Alto	Refugio	Fielder (1965)
Cangrejos de río *(Cambarellus, Procambarus)*	Tamaño	De moderado a alto	Espacio, convertido a partir de la territorialidad	Lowe (1956), Bovbjerg (1956)
PECES				
Rodador verde *(Lepomis cyanellus)*	Victoria o derrota en encuentros previos	Moderado y parcial: otros factores experimentalmente excluidos	Espacio, convertido a partir de la territorialidad	McDonald y col. (1968)
Cola de espada *(Xiphophorus)*	Tamaño, y victoria o derrota en encuentros previos	Moderado	?	Thines y Heuts (1968)
Ciprinos *(Poeciliopsis)*: machos	Edad, experiencia	Moderado	Hembras	McKay (1971)
REPTILES				
Tortugas de Galápagos *(Geochelone elephantopus)*: machos	Tamaño, en particular, altura a la que puede llevarse la cabeza	Intenso («invariable»)	Hembras	MacFarland (1972)
AVES				
Gallo lira *(Lyrurus tetrix)*: machos	Edad	De moderado a intenso	Hembras	Johnsgard (1967)
Alcatraces *(Sula leucogaster)*: polluelos	Tiempo de emergencia	Intenso	Probablemente la comida	Simmons (1970)

Tabla 13-2 *(continuación)*

Especie	Factor	Grado de correlación	Recurso controlado	Autoridad
ROEDORES				
Ratas de agua, ratones de patas blancas *(Clethrionomys, Microtus, Peromyscus)*	Tamaño	Intenso	Espacio, al menos parcialmente convertido de los territorios	Grant (1970)
UNGULADOS				
Camélidos del Nuevo Mundo (alpacas, guanacos, llamas): hembras	Primero la edad y luego el tamaño	Moderado o intenso	?	Pilters (1954)
Muflón de las montañas rocosas *(Ovis canadensis, O. dalli)*: machos	Tamaño, especialmente el de la cornamenta	Moderado o intenso	Hembras	Geist (1971)
Vacas lecheras: hembras	Tamaño	Intenso	?	Schein y Fohrman (1955)
Gaur *(Bos gaurus)*: machos	Tamaño	Moderado	Hembras	Schaller (1967)
Axis *(Axis axis)*: machos	Tamaño, especialmente de las astas	Moderado	Hembras	Schaller (1967)
PRIMATES				
Macacos japoneses y rhesus *(Macaca fuscata, M. mulatta)*	Complejos factores sociales: primariamente rango materno; también salud, proximidad de la llegada a la tropa, «personalidad», historia de los triunfos y derrotas previas, (en la hembra) tiempo del ciclo de reproducción	?	Alimento, lugares de descanso	B. K. Alexander y Hughes (1971), Bartlett y Meier (1971), A. Jolly (1972a), Rowell (1963), Southwick y Siddiqi (1967), Sade (1967)
Mangabeyes *(Cercocebus)*: hembras	Edad y tiempo del ciclo de reproducción	?	?	Chalmers y Rowell (1971)

y gaméchogos de mejillas negras. La tropa de gorilas, con un macho dominante pero muy tolerante de espalda canosa, es un ejemplo notable entre los antropoides.

Un sistema graduado por la edad también ha sido reportado en la avispa primitivamente social *Belonogaster junceus* de África (Roubaud, 1916). Todos los miembros de la colonia presentan aproximadamente el mismo tamaño, con ovarios bien desarrollados, y todas o casi todas, son inseminadas dentro de la semana siguiente a la eclosión. Antes de la misma y durante algún tiempo después, las jóvenes hembras sirven como obreras. De acuerdo con la hipótesis sugerida por Roubaud, son mantenidas estériles por una combinación de trabajo duro y falta de alimentación. Sin embargo, a medida que se hacen mayores asumen de algún modo el papel de ovipositoras. Así pues, no existe una división permanente de castas, y todas las hembras tienen esencialmente el mismo rango cuando el status es promediado a lo largo de una vida. Uno busca en vano en el relato de Roubaud evidencias de jerarquías de dominación, pero por supuesto, en 1916 Roubaud no estaba al tanto del concepto y pudiera haber olvidado registrar con facilidad las observaciones pertinentes. Pudieran existir similares sociedades graduadas por la edad en abejas primitivamente sociales y en las avispas del género *Parischnogaster* (Yoshikawa y col., 1969).

LAS DETERMINANTES DE LA DOMINACIÓN

¿Qué cualidades determinan el status de un individuo? Sorprendentemente se ha dirigido poco trabajo crítico hacia esta importante cuestión, y los investigadores con datos útiles presentan a menudo los resultados de forma tangencial al discutir otros temas. Buena parte de las informaciones más sustanciales se presentan como un catálogo filogenético en la tabla 13-2. Nuestros conocimientos actuales pueden resumirse en los siguientes principios vagos:

1. Los adultos dominan a los jóvenes, y los machos usualmente a las hembras. En las sociedades de varios machos, es típico que la ordenación del rango de los machos esté casi por completo por encima de la de las hembras, o como que se solape ligeramente. En tales casos, los machos jóvenes se abren

camino a través de la jerarquía de las hembras antes de conseguir algo más que un status omega con referencia a los machos. Especies excepcionales en que las hembras dominan a los machos incluyen al alcatraz oscuro *Sula leucogaster* (Simmons, 1970), a la hiena (Kruuk, 1972), a *Cercopithecus aethiops* y a los monos de Syke *(C. mitis)* (Rowell, 1971).

2. Cuanto mayor sea el tamaño del cerebro y flexible el comportamiento, más numerosas serán las determinantes del rango y más aproximadamente iguales en influencia. También, más complejas y antiguas son las cadenas de dominación. Estas correlaciones son muy vagas, y sólo se aparecen a nosotros en el estado actual de conocimientos cuando las especies se comparan a través de las mayores distancias filogenéticas. Los artrópodos, incluyendo a los insectos sociales, muestran tipos relativamente simples de comportamiento agresivo que desembocan en despotismos, jerarquías de cadena corta y de estructura elemental, o en sistemas caóticos donde la dominación se establece de nuevo con cada contacto (como en *Vespula*). Los peces, anfibios y reptiles también forman despotismos y jerarquías de cadena corta. Las aves y mamíferos comúnmente forman jerarquías de cadena larga, los miembros de las cuales defienden los territorios de forma comunitaria. En algunos cuadrúmanos superiores observamos la emergencia de coaliciones de congéneres, protegidas por individuos dominantes, así como una intensa influencia maternal en el establecimiento primario del rango.

3. Cuanto mayores sean la cohesión y durabilidad del grupo social, más numerosos y casi coiguales serán los correlativos del rango y más complejo será el orden de dominación. Los órdenes de rango en los antílopes, carneros y otros ungulados, especialmente los formados temporalmente durante la estación de celo, están predominantemente basados en el tamaño, siendo la edad un factor quizás secundario estrechamente asociado (véase la figura 13-4). En los monos del Viejo Mundo, organizados de una forma más agresiva, sobre todo babuinos y macacos, el status está basado más en la historia de la infancia pues lo relaciona con el rango de la madre, con las coaliciones y asociaciones, y con la «suerte», ya sea el animal miembro de una antigua familia, por ejemplo, o recién inmigrado de las tropas, o haya tenido la suerte de coger a un oponente más fuerte en un momento de debilidad, cuando podía ser derrotado. Cuando un grupo es constituido de nuevo, como uno de gallinas o de macacos rhesus obligados a estar juntos en un confinamiento, los órdenes iniciales de dominación tienden a establecerse en base al tamaño, fuerza y agresividad. Pero luego, otros factores más personales y de experiencia hacen valer también sus derechos.

Se han verificado unos pocos estudios con el explícito propósito de dar importancia a las determinantes del rango. El más instructivo hasta la fecha es el análisis de N. E. Collias (1943) sobre la gallina doméstica. Este autor midió las siguientes prometedoras cualidades en series de gallinas Leghorn blancas: salud general indicada por el peso y vigor general en los movimientos, edad, estadio y muda, nivel de andrógenos indicado por el tamaño de la cresta, y rango en la bandada original de la que fueron tomadas. Las gallinas fueron entonces enfrentadas por parejas en terrenos neutrales y se registraron los resultados de sus interacciones agresivas. Las ganadoras en estos encuentros se vio que dependían más de la ausencia de muda, factor seguido en importancia del tamaño de la cresta, rango social primario y peso. La edad parecía no importar. La combinación de todos estos factores importaba sólo alrededor de la mitad de la variación. Collias sugirió que los contribuyentes adicionales al rango incluían diferencias en la habilidad para luchar, suerte en los golpes al aterrizar, grado de salvajismo y agresividad, ligeras diferencias en las maniobras y parecido físico de oponentes determinados a déspotas pasados. Por supuesto, todos o la mayor parte de estos componentes son heredables, por lo que es correcto decir que hasta un grado aún no medido, el status de las gallinas está genéticamente determinado.

Una similar multiplicidad de factores se ha descubierto en los mamíferos más sociales. Los niveles hormonales se ven profundamente implicados. Un incremento en la concentración de andrógenos, y por tanto de la masculinización de los rasgos anatómicos y de comportamiento, tiende a hacer ascender a los individuos en jerarquía. Las hormonas de las cápsulas suprarrenales también parecen desempeñar un papel. Candland

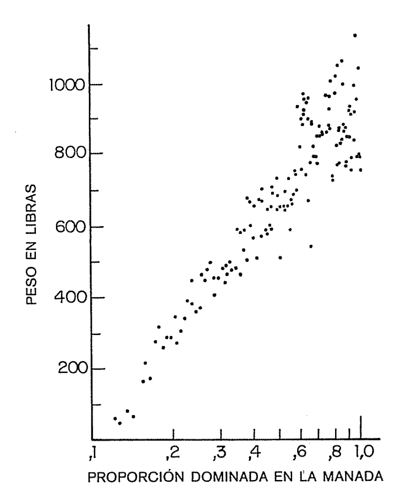


Figura 13-4
Los órdenes de dominación del ganado bovino son típicos de los ungulados, pues se basan primariamente en el tamaño del animal. (Tomado de Schein y Fohrman, 1955.)

y Leshner (1971) hallaron que los machos dominantes en una tropa de laboratorio de monos ardillas, presentaban los mayores niveles de 17-hidroxicorticosteroides y los menores de catecolaminas (epinefrina más norepinefrina). Los 17-quetosteroides, sin embargo, fueron relacionados con la dominación por una función en forma de J: los machos dominantes presentaban concentraciones intermedias, los de rango medio bajas, y los de rango bajo altas con niveles que aumentaban a medida que bajaba el rango. Candland y Leshner cambiaron entonces el procedimiento para ver si el orden de dominación podía predecirse a partir de los niveles hormonales. Antes de formar una tropa de laboratorio con cinco monos ardilla, obtuvieron medidas base sobre los esteroides urinarios y las catecolaminas en animales por separado. La concentración de 17-hidroxicorticosteroides bastaba para predecir el subsecuente orden del rango, mientras que la concentración de catecolaminas era una función en forma de J del rango decreciente. Estos resultados, aunque sugestivos, no constituyen una prueba. La mera existencia de una correlación entre orden de rango y nivel hormonal no establece causación en ninguna dirección. Es más, ambas podrían partir de determinantes anteriores como edad, salud y experiencias no relacionadas a interacciones de dominancia.

El status de los parientes también puede tener importancia. Entre los macacos japoneses los hijos de las hembras de rango elevado son capaces inmediatamente de pasar más tiempo en el centro de la tropa y de asociarse más fuertemente con los machos dominantes durante la infancia. Tienden a recibir la cooperación de los jefes y a sucederlos en cuanto a posición cuando aquéllos mueren. Los hijos de las madres de rango inferior, en contraste, permanecen cerca de la periferia del grupo y son los primeros en emigrar. La existencia de semejante aristocracia hereditaria desemboca en una mayor estabilidad del grupo (Kawai, 1958; Kawamura, 1958, 1967; Imanishi, 1963). Kawai ha hecho una útil distinción entre *rango básico* o resultado de la interacción de dos monos no afectados por la influencia del parentesco, y *rango dependiente*, en que los parentescos juegan un papel de desviación. Una sucesión dependiente similar ha sido estudiada en macacos rhesus por Koford (1963); Sade (1967); Marsden (1968), y Missakian (1972). Los jóvenes macacos rhesus de ambos sexos empiezan a pelear por juego con crías mayores o añales. El resultado es más bien infortunado: Cada animal derrota a sus congéneres de la misma edad cuyas madres tienen un rango inferior al suyo propio, y cada uno es derrotado por los congéneres coetáneos cuyo rango materno está por encima. A medida que los monos maduran, extienden su posición de dominación en la jerarquía de los adultos, llegando al rango justamente inferior al de sus madres. Las hembras permanecen aproximadamente a este nivel. Los machos, sin embargo, tienden a ascender o descender de rango, posiblemente como resultado de variaciones fisiológicas.

No carece de precisión referirse a buena parte de la variación residual en el comportamiento de dominación como debido a «personalidad». El sistema de dominación del langur de Nilguiri *Presbytis johnii* está débilmente desarrollado y es muy variable de una a otra tropa. Las alianzas están presentes o ausentes, hay un solo macho adulto o varios animales que coexisten con dificultad y los modelos de interacción difieren de una tropa a otra. Buena parte de esta variación depende de los rasgos idiosincrásicos de comportamiento individuales, especialmente de los machos dominantes (Poirier, 1970).

En este punto de nuestro análisis podría parecer que los órdenes de dominación pueden caracterizarse plenamente si poseemos conocimientos del conjunto finito de características que determinan la competencia individual: tamaño, edad, agresividad mediada por hormonas, etc.; ascendiendo hacia e incluyendo las sutiles componentes de la personalidad. Pero resulta que éste no ès el caso. El análisis matemático ha revelado que los grados de ordenación y estabilidad observados en muchas de las jerarquías de bandadas de gallinas y otros grupos de animales no pueden ser explicados con facilidad incluso en presencia de un conocimiento total de las determinantes y sus correlaciones con la capacidad de lucha. La base de este sorprendente resultado fue establecida por Hyman Landau (1951-1965), quien inició el análisis matemático del comportamiento social animal. La clave del análisis de Landau es el siguiente índice, que ideó para la medida de la potencia de una jerarquía (h):

$$h = \frac{12}{n^3 - n} \sum_{a=1}^{n} \left(v_a - \frac{n-1}{2}\right)^2$$

donde n es el número de animales en el grupo y v_a es el número de miembros del grupo que domina el animal a°. El término $12/(n^3 - n)$ normaliza a h de forma que su valor va desde 0 a 1. Un valor bajo del índice de Landau indica una jerarquía débil, un valor de cero significa que cada animal domina al mismo número de miembros del grupo. Un valor elevado da a entender una fuerte jerarquía. Un tanteo «perfecto» de 1 es considerado como un orden completamente lineal, mientras que un orden con un resultado de 0,9 sería intuitivamente juzgado como fuerte al observarse de una forma gráfica. Landau usó el índice para probar varios teoremas útiles. Derivó el valor medio $E(h)$ de un sistema en que (1) es el resultado de cada encuentro entre parejas, p, es la probabilidad de que $p_{jk} + p_{kj} = 1$, donde j y k son los animales que contienden con la dominación, y (2) las probabilidades están determinadas por las componentes de la capacidad, como tamaño y agresividad, distribuidas en forma de conjunto. Laudau demostró entonces que, a medida que el número de componentes de capacidad no correlacionadas y el tamaño del grupo tendían a infinito, el índice se aproximaba a cero. En términos más realistas, este resultado significa que a medida que el número de componentes de capacidad no correlacionadas aumenta en grupos que van desde moderados hasta grandes, la fuerza de la jerarquía declina ampliamente. En resumen, cuanto más compleja es la sociedad,

con mayor probabilidad será igualitaria. Landau apuntó también la siguiente paradoja. Los datos con gallinas han revelado jerarquías muy fuertes. De hecho, $h = 1$ cuando el tamaño del grupo es menor de diez. Incluso la mayor correlación obtenida por Collias (1943) entre un solo factor de capacidad y la dominación ($r = 0{,}593$) proporciona un índice de Landau de sólo 0,34. De hecho, las correlaciones extremadamente elevadas hacen falta para producir jerarquías fuertes, superiores a las que parecen existir en algunas sociedades jerárquicas.

La paradoja de Landau constituyó el punto de partida para los nuevos esfuerzos realizados por Ivan Chase (1973, 1974). Reconociendo que el mejor paso en tales casos es construir hipótesis y enfrentarlas entre sí, Chase formalizó el pensamiento biológico relativo a los órdenes de dominación según dos modelos básicos. El primero de ellos se enfoca hacia una competición todos contra todos en que cada animal lucha, o simplemente se compara a sí mismo, con cada uno de los miembros del grupo, dominando a todos los animales batidos en los encuentros iniciales. La probabilidad de ganar o perder se establece para cada encuentro entre parejas sin referencia a ninguna propiedad biológica en particular. Bajo estas condiciones, no puede establecerse una jerarquía fuerte. Chase demostró el resultado usando una extensión de la fórmula de Landau, pero el argumento esencial puede buscarse intuitivamente de la forma siguiente. Algunos animales tendrán una elevada probabilidad de éxito en las competiciones, pero la mayoría presentarán una probabilidad moderada. Así pues, gran parte de ellos vencerán en un número intermedio de contiendas, y la naturaleza probabilística de los resultados evitará que el número de éxitos alcance un orden simplemente lineal.

La segunda hipótesis de Chase postula una elevada correlación estadística entre las componentes de habilidad y posición en la jerarquía. Esta hipótesis no puede eliminarse aún, pues como insinuaron los primeros resultados de Landau, requiere unas condiciones de rigidez casi imposibles. Para una jerarquía perfectamente lineal (condición observada comúnmente), el coeficiente de correlación debe ser igual a la unidad. Para producir una jerarquía moderadamente sólida, éste debe ser mayor que 0,9, abarcando más del 80 % de la varianza. Así pues, esto es difícil, quizás a veces incluso imposible en la práctica, en el sentido de que las jerarquías fuertes sean generadas por el simple enfrentamiento entre pares de atributos por parte de los miembros del grupo. Pero ¿de qué otra forma podría formarse un orden de dominación? Chase observa la formación como un proceso de magnificación donde las combinaciones de capacidad y fortuna sumen de forma creciente a algunos animales en las profundidades del rango, mientras elevan a otros. Los animales agresivos buscarán a otros por todas partes, mientras que los más tímidos evitarán continuamente las confrontaciones. Repetidos encuentros satisfactorios aumentarán las probabilidades de éxito en confrontaciones posteriores, y harán que una lucha con un animal tímido sea algo más que desproporcionada. Los acontecimientos accidentales, como la fatiga en cierto momento o la disminución de posibilidades, harán que un animal suba o baje. El orden de dominación se estabilizará a medida que todos los encuentros de las parejas se hagan fuertemente asimétricos, con uno de los contendientes dominando claramente al otro, y el orden se aproxime a uno de los pocos estadios estables disponibles en, o cerca de la linealidad. La hipótesis de Chase será difícil de probar o rebatir. Sin embargo, su plausibilidad se ve aumentada por la independiente demostración experimental del proceso de magnificación. Warren y Maroney (1958) hallaron que en los macacos rhesus la diferenciación entre ganadores y perdedores de los encuentros por parejas aumentaba con el tiempo. Los resultados totales de los animales inicialmente ganadores aumentaban a medida que los de los perdedores bajaban. Si al principio del experimento de Warren y Maroney los monos habían sido reunidos en un solo grupo, la jerarquía era débil. Pero en estadios posteriores del experimento, semejante combinación habría producido una jerarquía mucho más fuerte, esencialmente como la predicha por el modelo de Chase.

DOMINACIÓN ENTRE GRUPOS

A veces unos grupos dominan a otros de forma muy parecida a como los miembros de los grupos se dominan entre sí. La dominación entre grupos no se ve a menudo en la naturaleza, pues los contactos entre sociedades bien organizadas se dan por lo regular a lo largo de las fronteras territoriales, donde el poder está más o menos equilibrado. Sin embargo, si los territorios son espacio-temporales, los órdenes de dominación pueden aparecer cuando los grupos se encuentran en porciones solapadas de las áreas de actividad. Phyllis Jay (1965) observó este modelo en poblaciones poco densas de langures comunes *(Presbytis entellus)* en Kaukori y Orcha, al norte de la India. Debido a que las tropas de langures presentaban diferentes áreas internas y seguían sus propias rutas al buscar alimento, raras veces se encontraban entre sí. Cuanto se producían contactos, el grupo mayor tomaba la delantera, mientras que el pequeño permanecía a cierta distancia hasta que el primero se marchaba.

Las jerarquías entre grupos pueden crearse también confinando sociedades en espacios menores que el territorio medio ocupado por un solo grupo. Cuando esto se hace con colonias de insectos sociales, el resultado es casi invariablemente fatal para la unidad más débil (Wilson, 1971a). Mientras estudiaba el fenómeno de forma sistemática en macacos rhesus, Marsden (1971) descubrió un interesante fenómeno secundario. A medida que las tropas subordinadas se refugiaban en espacios menores, sus miembros se peleaban menos entre sí. Pero dentro del grupo dominante, que estaba adquiriendo un nuevo espacio, empezaron a aumentar las interacciones agresivas. El efecto de Marsden, en caso de darse en general, resulta tener importantes implicaciones para la evolución del comportamiento cooperativo.

DOMINACIÓN INTERESPECÍFICA

Se han encontrado a menudo órdenes de dominación entre especies que pertenecen al mismo grupo taxonómico. Como regla, cuanto más relacionadas y ecológicamente similares sean las especies, más pronunciada será la dominación de los miembros de una sobre la otra. Las especies con individuos de gran tamaño dominan a aquellas cuyos miembros son menores, excepto allí donde una o más especies sean sociales, en cuyo caso, aquella que forma los grupos mayores y mejor organizados es la que domina a la otra. MacMillan (1964) halló que entre siete especies de roedores que habitan las zonas semidesérticas del sur de California, la mayor domina a la menor de forma rutinaria. Los encuentros raramente terminan en pelea, pues las especies subordinadas escapan al ver a la mayor. En el parque de Yellowstone, los grandes mamíferos avanzan o se retiran de acuerdo con el siguiente orden de dominación descendente: seres humanos adultos, bisontes, alces, ciervos mulos, antílopes berrendos y alces de América o ciervos coliblancos (McHugh, 1958).

Cuando ciertas especies de aves, incluyendo trepadores azules, currucas, paros americanos y otras, forman bandadas juntas en grupos de búsqueda de alimento, forman jerarquías de dominación interespecíficas. Un resultado común es el desplazamiento de especies hacia nichos de alimentación más estrechos que los disfrutados cuando la misma especie comía sola. En tales casos, la especie dominante tiene acceso a la más importante parte de las reservas de alimentos (Morse, 1967, 1970). También se han reportado dominaciones interespecíficas en cardúmenes mixtos de tres peces de agua dulce pertenecientes al género *Cichlasoma*, en Nicaragua (Barlow, 1974a).

ESCALAMIENTO EN EL COMPORTAMIENTO AGRESIVO

El modelo general de escalamiento en el comportamiento agresivo de los animales está resumido en la figura 13-5. Este esquema constituye la culminación de un largo proceso de búsqueda por parte de muchos zoólogos. Quizás la primera descripción explícita del escalamiento fue la de H. H. Schoemaker (1939), quien halló que los canarios agrupados en pequeños espacios se organizaban en órdenes de dominación. Con más espacio, establecen territorios (condición natural en *Serinus canaria* en libertad), aun cuando los individuos de bajo rango sigan siendo dominados alrededor de los lugares de baño, de alimentación y de otros lugares públicos no territoriales. El fenómeno ha sido subsecuentemente documentado en otras aves (Armstrong, 1947), *Lepomis* y umbras (Greenberg, 1947; Fabricius y Gustafson, 1953), iguánidos (L. T. Evans, 1951, 1953), ratones domésticos (Davis, 1958), ratas de cloaca (Barnett, 1958; Calhoun, 1962), *Neotoma* (Kinsey, 1971), marmotas de América (Bronson, 1963), y gatos (Leyhausen, 1956). Kummer (1971) desarrolló el concepto con especial referencia a la evolución social de los primates.

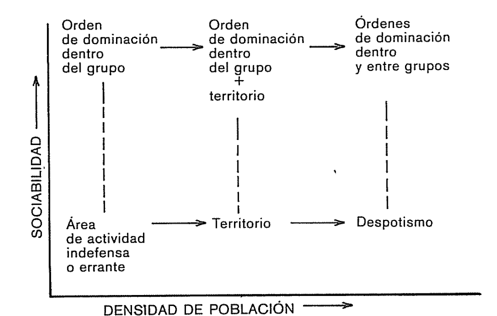


Figura 13-5
Modelos predominantes de escalamiento del comportamiento agresivo. Las líneas continuas indican un verdadero escalamiento: la transición comúnmente observada como integrante de la variación fenotípica de los individuos. Las discontinuas representan variaciones que es improbable que se produzcan, a no ser por evolución genética, que permite a las especies la sustitución de un modelo de escalamiento por otro, en el transcurso de la evolución social.

Los datos existentes permiten muchas generalizaciones acerca del escalamiento de la agresividad. Los casos más claros se encuentran en especies, como ciertos saurios y roedores, donde el estado normal es que individuos solitarios o parejas ocupen los territorios. Al forzarlos a agruparse, los grupos de estos individuos viran dramáticamente hacia el despotismo o hacia órdenes de dominación más complejos (véase la figura 13-6). En la mayor parte de estos casos, el viraje del territorialismo hacia el sistema de dominación es realmente superficial en cuanto a naturaleza. En el caso del despotismo, un individuo en efecto retiene su territorio, tolerando simplemente la existencia de otros. Semejantes transiciones no se limitan a experimentos de laboratorio. En México, Evans (1951) halló una poblada colonia del saurio *Ctenosaura pectinata* que vivía en la pared de un cementerio, la cual les proporcionaba refugio y a partir del que los animales se aventuraban a comer en un campo cultivado cercano. Al menos ocho machos adultos desarrollaron una jerarquía de dominación, desempeñando uno de ellos el papel de fuerte tirano.

Aunque algunas especies ostentan una variabilidad fenotípica que cubre una sustancial porción de los gradientes, y utilicen en otras palabras un auténtico escalamiento del comportamiento, muchas otras se fijan en un solo punto. Los leones marinos macho, elefantes marinos y otros pinnípedos que forman harenes, mantienen los territorios con aproximadamente la misma intensidad, independientemente de la densidad de población. El significado adaptativo de semejante rigidez es claro.

El comportamiento agresivo en estos animales tiene la única función de adquirir harenes. Los medios por los que esto se

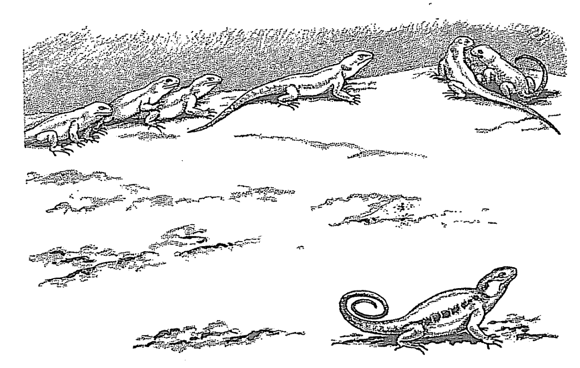


Figura 13-6

Despotismo en el iguánido Leiocephalus carinatus. *Cuando se obligan a estar juntos a grupos de esta especie normalmente territorial del oeste de la India, un animal (en primer plano) domina a los demás curvando la cola y mediante otras señales de amenaza, así como con luchas (De L. T. Evans, 1953.)*

consigue y su aportación a la eficacia biológica, no se ven afectados por cambios en la densidad de los animales en los terrenos de arrastre. En tales casos, van de un punto a otro de los gradientes de comportamiento por evolución, pero probablemente sólo cuando circunstancias ambientales alteradas cambian la estrategia social óptima.

Finalmente, los modelos de la figura 13-5 son muy generales entre los vertebrados. Las únicas excepciones que conozco son las mostradas por ciertos peces. Cuando el salmón *(Salmo salar)* y la trucha *(S. trutta)* se aglomeran en criaderos de forma suficiente como para romper el comportamiento territorial, no se decantan hacia jerarquías, sino hacia cardúmenes (Kalleberg, 1958). La misma transición se produce en poblaciones naturalmente aglomeradas de *Plecoglossus altivelis,* un salmónido japonés (Kawanabe, 1958). El pez eléctrico *Gymnotus carapo,* una de las especies que se orientan y comunican mediante descargas eléctricas, muestran un escalamiento de comportamiento opuesto al de otros vertebrados conocidos: jerarquías de dominación a bajas densidades y territorios a elevadas (Black-Cleworth, 1970). Los invertebrados, incluyendo a los insectos, no han sido sistemáticamente estudiados con respecto a la plasticidad del comportamiento agresivo y la posible existencia de un escalamiento del mismo. Donde se presentan, hay muchas oportunidades de que existan nuevos tipos de transiciones en el sentido de desviarse del modelo típico de los vertebrados.

Capítulo 14

Papeles y castas

La sociedad, en la visión original y casi mística creada por Durkheim y Wheeler, es un superorganismo que evoluciona hacia una mayor complejidad, a través de los procesos complementarios de diferenciación e integración. A medida que la sociedad se hace más eficaz, grande y geométricamente más estructurada, sus miembros llegan a especializarse según papeles y castas, mientras que sus relaciones se definen con más precisión gracias a la comunicación superior. Todas las nuevas formas de vida —agricultura, industrialización, almacenamiento de grandes cantidades de información, viajes a través de distancias fantásticas, y más— esperan a la sociedad con una correcta división del trabajo de sus miembros. Incluso las hormigas han inventado la agricultura y la esclavitud.

Aunque se hayan reconocido castas en los insectos sociales con claridad desde al menos la obra de Charles Butler *The Feminine Monarchie* (1609), los zoólogos han tardado en reconocer incluso los rudimentos de tal diferenciación en los vertebrados no humanos. La sociedad de vertebrados se ha considerado rutinariamente como un montón de individuos que se distinguen entre sí por la edad, sexo, y a veces el status. Cada miembro se consideraba dotado del repertorio total de su sexo, ocupando una posición social que puede definirse ampliamente mediante sólo dos parámetros: la posición en el orden de dominación y la tendencia a asumir el liderazgo durante los movimientos del grupo o la defensa. Pero una comparación con la organización social humana conduce a la cuestión de si existen papeles más complejos. ¿Existe una diferenciación fundamental del comportamiento en las sociedades de vertebrados superiores que presagie la extrema división del trabajo en las sociedades humanas? Esta importante cuestión empezó a surgir hace sólo diez años, cuando muchos estudiosos del comportamiento de los primates, sobre todo Hall (1965), Bernstein y Sharpe (1966), Rowell (1966b) y Gartlan (1968) dejaron de estar satisfechos con la efectividad del concepto de dominación como una herramienta analítica en la descripción de las sociedades. Hicieron suyo el concepto de *papel,* tomándolo de la Sociología, un segundo caso de la Biología que bebía en las fuentes de las Ciencias Sociales (el otro ejemplo es la socialización, descrito en el capítulo 7). Unas casi inmediatas confusión y dudas surgieron sobre el significado y utilidad de la expresión (véase a Hinde, 1974). De todas formas, es preciso empezar por un intento de definir éste y otros términos relacionados, de forma que represente el consenso de la mayoría de autores.

Papel: forma de conducta que aparece repetidamente en distintas sociedades pertenecientes a la misma especie. El comportamiento tiene efectos sobre otros miembros de la sociedad, que consiste ya sea en la comunicación o en las actividades que influencien indirectamente a otros individuos, o en ambas cosas. Un animal, igual que un ser humano, puede desempeñar más de un papel. Por ejemplo, podría funcionar como un animal de control al finalizar con las disputas, y también como un conductor cuando el grupo se halla en movimiento. Idealmente, una descripción completa de todos los papeles, independientemente de que puedan distinguirse de forma significativa,

definirá por completo a toda la sociedad. En el sentido más amplio, el comportamiento del macho durante la cópula constituye un papel, al igual que los cuidados maternales, a pesar del hecho de que los primatólogos aún no hayan hallado que sea útil para hablar de tales comportamientos justamente de esta forma. Los actos idiosincrásicos de los individuos no constituyen papeles; sólo las categorías repetidas con regularidad cumplirán con el criterio. Por ejemplo, el animal o conjunto de ellos que regularmente vigilan a los depredadores cercanos a la periferia del grupo están jugando un papel, pero un macho determinado que prefiera vigilar desde un árbol determinado no lo es. Así pues, cuando Saayman (1971a) hablaba de «papeles» de los machos de babuinos chacma en una tropa determinada como coincidentes con las detalladas diferencias en su comportamiento, fue demasiado lejos en la definición.

Casta: conjunto de individuos, menor que una sociedad, que está limitado más o menos estrictamente a uno o más papeles. Donde el papel se define como una forma de conducta, que los individuos en particular pueden mostrarse o no, la casta puede ser definida al revés, como un conjunto de individuos caracterizados por la limitación frente a ciertos papeles. En las sociedades humanas, una casta es un grupo hereditario, que se reproduce en condiciones de endogamia, ocupado por personas pertenecientes al mismo rango, posición económica u ocupación, y definida por costumbres que difieren de las de otras castas. En los insectos sociales, casta es cualquier conjunto de individuos de un determinado tipo morfológico, o grupo de edades, o ambas cosas, que ejecutan tareas especializadas en la colonia. También se define con más limitaciones como cualquier conjunto de individuos que sean morfológicamente distintos y de comportamiento especializado. Un sistema de castas puede estar basado en parte o no, en diferencias genéticas. En las abejas sin aguijón del género *Melipona*, las reinas están determinadas como heterozigotos completos en sistemas de loci múltiples, pero en la mayor parte de los otros insectos sociales la casta de los individuos está fijada por influencias puramente ambientales.

Polietismo: diferenciación del comportamiento entre categorías de individuos dentro de la sociedad, especialmente clases de edad y sexo, así como castas. Tanto la exhibición de papeles como la formación de castas, conducen automáticamente al polietismo. En los insectos sociales el polietismo se refiere particularmente a la división del trabajo. A veces se hace una distinción entre polietismo de casta, donde las castas morfológicas están especializadas en cumplir distintas funciones, y polietismo de edad, en que los mismos individuos atraviesan distintas formas de especialización a medida que envejecen (Wilson, 1971a).

SIGNIFICADO ADAPTATIVO DE LOS PAPELES

La diferenciación del comportamiento en una sociedad puede medirse mejor mediante una juiciosa selección de conjuntos de individuos y la comparación de sus formas de conducta. Las tablas 14-1 y 14-2 presentan los resultados de tales análisis en una colonia de hormigas y en tropa de primates, respectivamente. Nótese que ambas matrices se parecen mucho entre sí. La idea puede valer pues proporciona los medios de comparar sociedades tan distintas de forma cuantitativa. La categoría independiente de las hormigas es la casta, y la dependiente la división del trabajo, mientras que la tropa de monos está dividida en clases de edad y «perfiles del papel». Pero la distinción a este nivel es trivial. Las castas de los insectos están basadas en la edad y el sexo, además del tamaño, mientras que sus lugares en la división del trabajo podrían llamarse igualmente bien perfiles del papel.

La diferencia más profunda entre ambas formas reside en la naturaleza de la adaptatividad en la diferenciación del comportamiento. Nosotros preguntamos: ¿A qué nivel ha actuado la selección natural para conformar estos perfiles? El lector reconocerá aquí una versión más del problema central de la selección de grupo en la evolución social. El problema debe resolverse con referencia al polietismo antes de que el completo significado de la diferenciación del comportamiento pueda ser destapado. Para los insectos sociales el problema parece estar esencialmente resuelto. La selección se da a nivel de la colonia

Tabla 14-1
División del trabajo entre las obreras de la hormiga Daceton armigerum *mediante la anchura de la cabeza. (De Wilson, 1962b.)*

Tipo de trabajo	Anchura de la cabeza (mm) 1	2	3	4	Número total de observaciones
Colonia de Surinam					
Población total (en nido artificial, el 5 de abril)[a]	13	60	20	9	102
Disposición de los cuerpos y rechazo[b]	0	19	12	2	33
Desmembración y consumición de presas frescas en el nido[b]	0	14	25	5	44
Alimentación de las larvas por regurgitación[b]	8	15[c]	3[c]	1[c]	27
Atención hacia los montones de huevos y microlarvas[b]	24	3	0	0	27
Búsqueda de comida en el campo[a]	0	0	4	10	14
Colonia de Trinidad					
Búsqueda de comida en el campo[a]	1	91	77	12	181
Descanso en un alto del camino[a]	0	8	19	10	37
Transporte de presas[a]	0	1	1	10	12

[a] Números referentes a obreras separadas e individuales.
[b] Números referidos a actos separados de comportamiento, sin considerar el número de obreras implicadas.
[c] Compuesto principalmente por elementos inexpertos.

Tabla 14-2

Diferenciación del comportamiento en tropas del cercopiteco de cara negra Cercopithecus aethiops, *dada como frecuencias de las contribuciones por parte de las clases sexo-edad a las distintas categorías del comportamiento. (Basado en Gartlan, 1968.)*

Comportamiento («papeles»)	Clases sexo-edad				
	Machos adultos	Hembras adultas	Machos juveniles	Hembras subadultas	Crías
Ostentación territorial	0,66	0	0,33	0	0
Vigilancia; comportamiento precavido	0,35	0,38	0,03	0,12	0,12
Recepción de aproximaciones amistosas	0,12	0,46	0,04	0,27	0,12
Aproximación amistosa hacia los demás	0,03	0,32	0	0,47	0,15
Persecución de los intrusos territoriales	0,66	0	0,33	0	0
Castigo de las agresiones dentro del grupo	1,00	0	0	0	0
Conducción en el movimiento del grupo	0,32	0,49	0	0,16	0

en gran parte. Las castas son generadas de forma altruista, desempeñando su papel por el bien de la colonia. Los sistemas de castas en la división del trabajo pueden tratarse a la luz de la teoría de la optimización. Los vertebrados, sin embargo, son observados como de costumbre con ambigüedad. La selección del parentesco es indudablemente intensa en sociedades pequeñas y cerradas, como las tropas de primates. Por tanto, el macho adulto de un grupo con uno solo de ellos juega el papel de centinela y de defensor en forma altruista. Se arriesga a ser herido o muerto por el bien de la sociedad. Pero su papel no es exactamente el mismo que el de defensor en una sociedad de insectos, ya que el macho vertebrado está defendiendo su propia descendencia. Buena parte de los papeles en una sociedad de vertebrados son patentemente egoístas. El buscador de alimento que lo descubre obtiene la primera porción; el macho que visita nuevas tropas mejora sus posibilidades de ascender de status hallando oponentes más débiles. Cada comportamiento debe ser interpretado en sí mismo. Sólo cuando la contribución del comportamiento de la aptitud individual en oposición a la de grupo sea examinada, será posible distinguir los papeles que constituyan un resultado secundario de la adaptación individual, de aquellos «diseñados» con referencia a la organización óptima de la sociedad. Mientras tanto, el concepto del papel de los vertebrados debe considerarse como vago e incluso potencialmente engañoso. Ahondaremos más en esta materia, pero antes será útil examinar el paradigma de castas menos ambiguo en las sociedades de insectos y de invertebrados inferiores. Aquí la teoría básica se ha iniciado por las sociedades de vertebrados a las que nos podamos referir eventualmente.

OPTIMIZACIÓN DE LOS SISTEMAS DE CASTAS

La casta en los insectos sociales es un tema extenso y complicado que he revisado recientemente en *The Insect Societies.* Para el lector interesado en cuestiones como la fisiología de la determinación de la casta o una detallada comparación de los sistemas de los termes y las hormigas, el libro servirá de introducción y guía para la bibliografía. Aquí consideraremos sólo dos cuestiones de interés general: la casta defensiva de hormigas y termes, que ilustra los extremos de especialización y altruismo presentes en los insectos sociales, y la teoría de la ergonomía de la casta, mediante la que podemos aproximarnos al problema de la optimización.

En caso de polimorfismo avanzado en colonias de hormigas, especialmente el dimorfismo completo donde los intermediarios han sido eliminados y las dos restantes clases de tamaño son espectacularmente distintas en cuanto a morfología, los miembros de la clase mayor por lo común actúan como soldados. A menudo juegan también otros papeles. Los soldados de *Camponotus* y *Pheidole* ayudan en la recolección del alimento, y sus abdómenes se hinchan con nutrientes líquidos. Recientes trabajos han revelado que su capacidad por gramo es muy superior que la de sus compañeras de nido menores, sirviendo de envases vivientes para almacenaje (Wilson, 1974a). Pero es aparente que los extensivos cambios en la cabeza y mandíbulas que hacen a los soldados tan distintos, están dirigidos hacia una función primariamente defensiva. Se emplea una de entre tres técnicas de lucha, según la forma del soldado. En una de ellas, éste puede usar sus mandíbulas como tijeras o alicates: las mandíbulas son largas pero de todas formas, típicas, la cabeza es maciza y cordiforme, estando los soldados preparados para cortar o desgarrar los tegumentos y cercenar los apéndices de los artrópodos enemigos. Los ejemplos incluyen a *Solenopsis, Oligomyrmex, Pheidole, Atta* (figura 14-1), *Camponotus, Zatapinoma,* y otros de diversas relaciones taxonómicas. W. M. Wheeler, en su ensayo «The Physiognomy of Insects» (1927), puso de manifiesto que la peculiar forma de la cabeza de este tipo de soldados se debe simplemente al alargamiento de los músculos aductores de las mandíbulas, lo que imparte a éstas un poder superior de corte o aplasta-

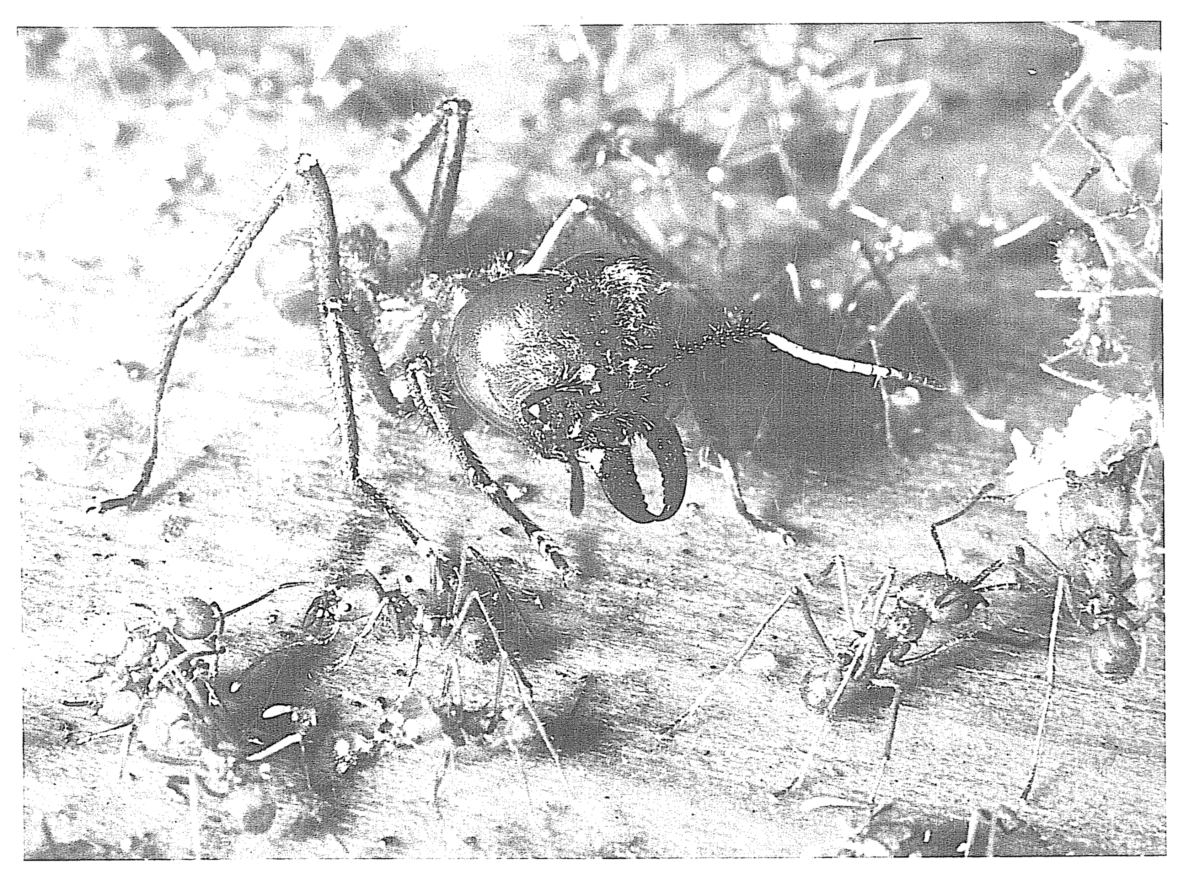


Figura 14-1
Soldado de la hormiga cortadora de hojas Atta cephalotes, *rodeado por compañeras de nido menores. Las obreras de tamaño medio que pueden verse aquí, son muy activas en la búsqueda de comida fuera del nido, mientras que los individuos menores están más especializados en el cuidado de la prole. Los soldados pesan hasta 90 mg, mientras que las menores obreras, 0,42. (Esta fotografía es cortesía de C. W. Rettenmeyer.)*

miento. Una segunda forma de soldado que se ha puesto de manifiesto, es aquél con mandíbulas en hoz o gancho para segar los cuerpos de los enemigos. Algunos ejemplos formidables son las obreras mayores de las hormigas legionarias *(Eciton)* y batidoras *(Dorylus)*, que son capaces de ahuyentar a grandes vertebrados con sus mordeduras y aguijoneos simultáneos. El tercer tipo básico de soldado es menos agresivo y utiliza la cabeza para bloquear la entrada del nido, sirviendo

pues a modo de puerta viviente. La cabeza puede tener forma de escudo (muchos miembros de la tribu Cephalotini) o de tapón (*Pheidole lamia* y diversos subgéneros de *Camponotus*). Las colonias que poseen tales formas usualmente anidan en cavidades de plantas vivas y muertas y tallan las entradas con el diámetro justamente superior a la amplitud de la cabeza de un soldado. En el caso de *Camponotus ulcerosus*, que habita en el suelo, se construye un escudo de cartón en la superficie de éste con una sola apertura que se aproxima mucho a la cabeza de un soldado en cuanto a forma y tamaño (Creighton, 1953).

El comportamiento de los soldados de las hormigas está a menudo extremadamente especializado y simplificado. Una eficaz forma de defensa de la colonia se consigue mediante la integración de respuestas de estos especialistas con las de otras castas. Este principio halla un excelente ejemplo en los soldados bloqueadores de la hormiga del norte de América *Paracryptocerus texanus*. El orificio de entrada al nido arbóreo es algo mayor que la cabeza del soldado y es bloqueado por la masa combinada de ésta y el protórax extendido, estructuras ambas que están muy armadas y perforadas. La cabeza se mantiene oblicuamente, de forma parecida a la hoja de una excavadora en miniatura. Esta postura, combinada con empujes de las poderosas y cortas patas, permite a los soldados expulsar del nido a los intrusos. Cuando una obrera minor vuelve a la entrada después de un viaje en búsqueda de alimento, palpa al soldado con sus antenas, con lo que éste se acurruca y deja suficiente espacio para que la hormiga minor penetre en el nido (Creighton y Gregg, 1954).

El soldado también es la casta más especializada que podemos encontrar entre los termes. La casta de los soldados en hormigas y termes muestra muchas convergencias notables en cuanto a comportamiento y anatomía. Las tres formas básicas halladas en las hormigas —la cortadora-aplastadora, la troceadora y la bloqueadora— también se dan en varias especies de termes. Además, también existen raros soldados «mordedores» en *Capritermes, Neocapritermes* y *Pericapritermes* (Kaiser, 1954; Deligne, 1965). Sus mandíbulas son asimétricas y situadas de tal forma que las superficies planas interiores presionan entre sí a medida que se contraen los músculos aductores. Cuando los músculos ejercen la presión suficiente, las mandíbulas se deslizan una sobre otra en un mordisco convulsivo, de la misma forma en que nosotros chasqueamos los dedos presionando el medio con el pulgar hasta que se deslizan con fuerza súbita. Si las mandíbulas dan con una superficie dura, la fuerza basta para lanzar al soldado atrás por el aire. Si muerde a otro insecto en lo que parece ser primario propósito de la adaptación, se produce un golpe sorprendente. Incluso los vertebrados reciben un golpecito doloroso. Las mandíbulas de *Pericapritermes* en particular, están modificadas de forma que sólo pueda morder la mandíbula izquierda, por lo que el objetivo sólo puede atacarse si está localizado en la parte derecha de la cabeza del soldado.

Los primeros especialistas en el combate son los soldados que emplean la defensa química. Los soldados mandibulados de la muy primitiva terme australiana *Mastotermes darwiniensis*, produce *p*-benzoquinona casi pura en las glándulas que se abren en la cavidad bucal (Moore, 1968). Cuando el soldado muerde a un adversario, la quinona se mezcla con los aminoácidos y proteínas de la saliva, formándose pronto un material gomoso y oscuro que enreda a la víctima. El exceso de quinona probablemente actúa como irritante. Los soldados mandibulados de los Termitidae, los más avanzados filogenéticamente y los mayores de la familia de los termes, han modificado independientemente sus glándulas salivales con el mismo fin. Cuando atacan los soldados de *Protermes*, emiten una gota de saliva pura blanca que se esparce entre las mandíbulas abiertas. Cuando muerden, el líquido se esparce por el oponente. En general, las glándulas salivales de los soldados de los termes están mejor desarrolladas que las de sus compañeras de nido obreras, alcanzando en ocasiones una buena parte del tamaño del cuerpo. Los reservorios salivales de *Odontotermes magdalenae* se dilatan posteriormente hasta llenar la mayor parte de los segmentos anteriores del abdomen. Los de *Pseudacanthotermes spiniger* ocupan las nueve décimas partes del abdomen. Los soldados de *Globitermes sulfureus* son, literalmente, bombas químicas andantes. Sus reservorios llenan la mitad anterior del abdomen. Cuando atacan, expulsan una gran cantidad de líquido amarillo por sus bocas, que se congela en el aire y a menudo enreda fatalmente tanto a los termes como a sus víctimas. La emisión es evidentemente impulsada por contracciones de la pared abdominal. Ocasionalmente, estas contracciones se hacen tan violentas que revienta la pared, esparciéndose el fluido defensivo en todas direcciones.

En otros desarrollos evolutivos independientes, miembros de la subfamilia de los termítidos Nasutitermitinae, han llevado la defensa química hasta un extremo separado igualmente raro. En las especies más avanzadas, la glándula frontal de la cabeza se ha agrandado y la porción circundante de la cápsula de la cabeza se ha extendido como un órgano cónico semejante a una gran nariz en la frente de los soldados. De ahí la expresión «nasus» para describir el órgano y «soldado nasuto» para la casta (figura 14-2 y 14-3). Los géneros más primitivos de esta subfamilia, como *Syntermes, Cornitermes, Procornitermes, Paracornitermes* y *Labiotermes*, tienen soldados típicamente mandibulados. Ciertos géneros filogenéticamente intermedios, como *Rhynchotermes* y *Armitermes*, se caracterizan por ser soldados que presentan tanto mandíbulas ganchudas como cápsulas nasales en la cabeza. Estos individuos representan una amenaza por partida doble en sus papeles defensivos. De acuerdo con Sands (1957), el «nasus» ha evolucionado dos veces a lo largo de este paso intermedio. Las mandíbulas han disminuido de tamaño en consecuencia en muchas líneas filéticas independientes. La forma extrema del soldado nasuto, en que las mandíbulas se han hecho lóbulos pequeños, no funcionales, se originó independientemente en al menos nueve casos de entre ocho géneros. Esta notable ráfaga de evolución convergente, conjuntamente con la diversidad y abundancia

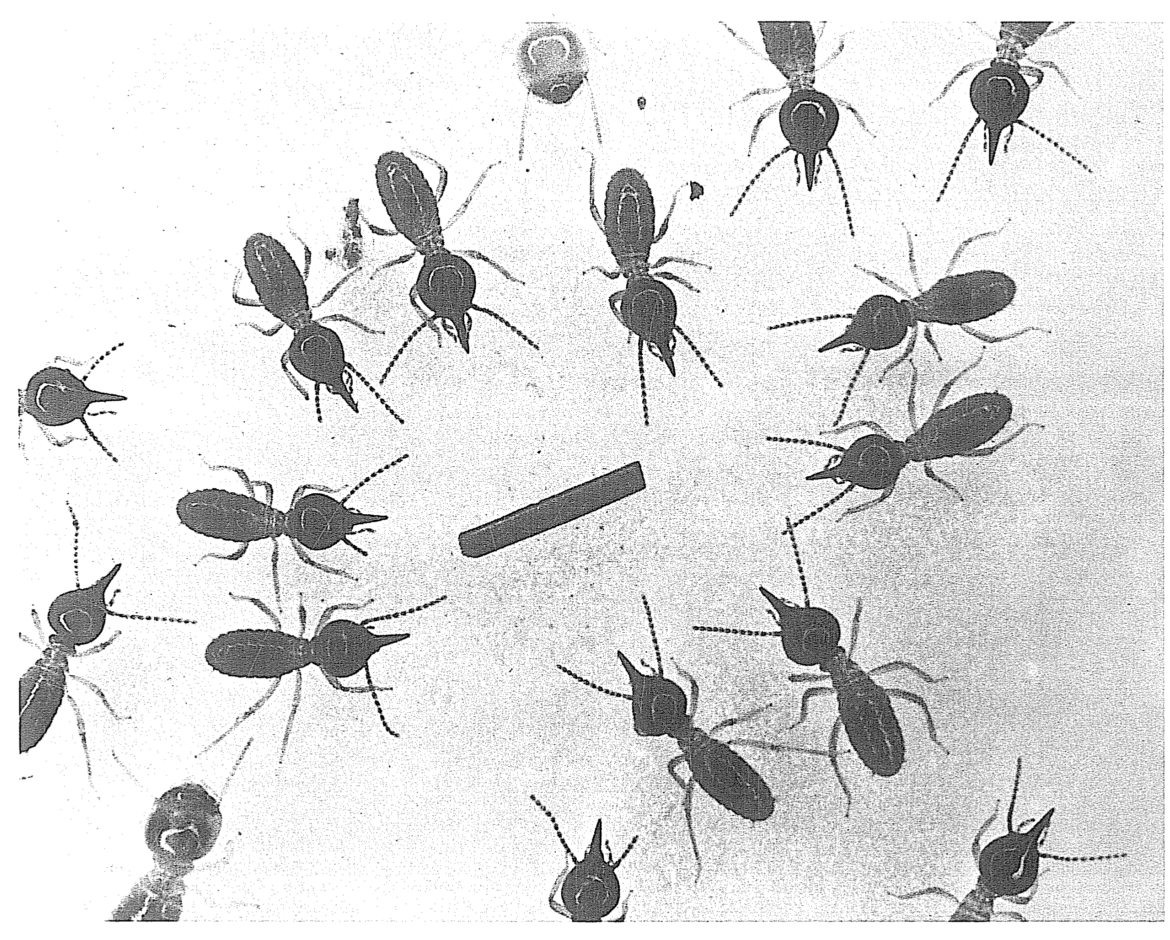


Figura 14-2

Los sistemas comunitarios de defensa alcanzan su más alta expresión en los termes nasutitermitinos. En el experimento que se muestra aquí, realizado por Thomas Eisner e Irmgard Kriston, los soldados nasutos han sido distraídos de sus columnas buscadoras de alimento por la barra de metal, que gira gracias a un imán situado más allá de la plataforma. Algunos ya han intentado aprisionar la barra mediante las pegajosas secreciones químicas que brotan de sus «nasus», en la cabeza. Dos obreras, que se pueden distinguir por la ausencia de nasus, permanecen fuera del círculo de soldados arriba y abajo de la fotografía. Los termes que aquí se ven, pertenecen a la especie australiana Nasutitermes exitiosus. *(Esta fotografía es cortesía de Thomas Eisner.)*

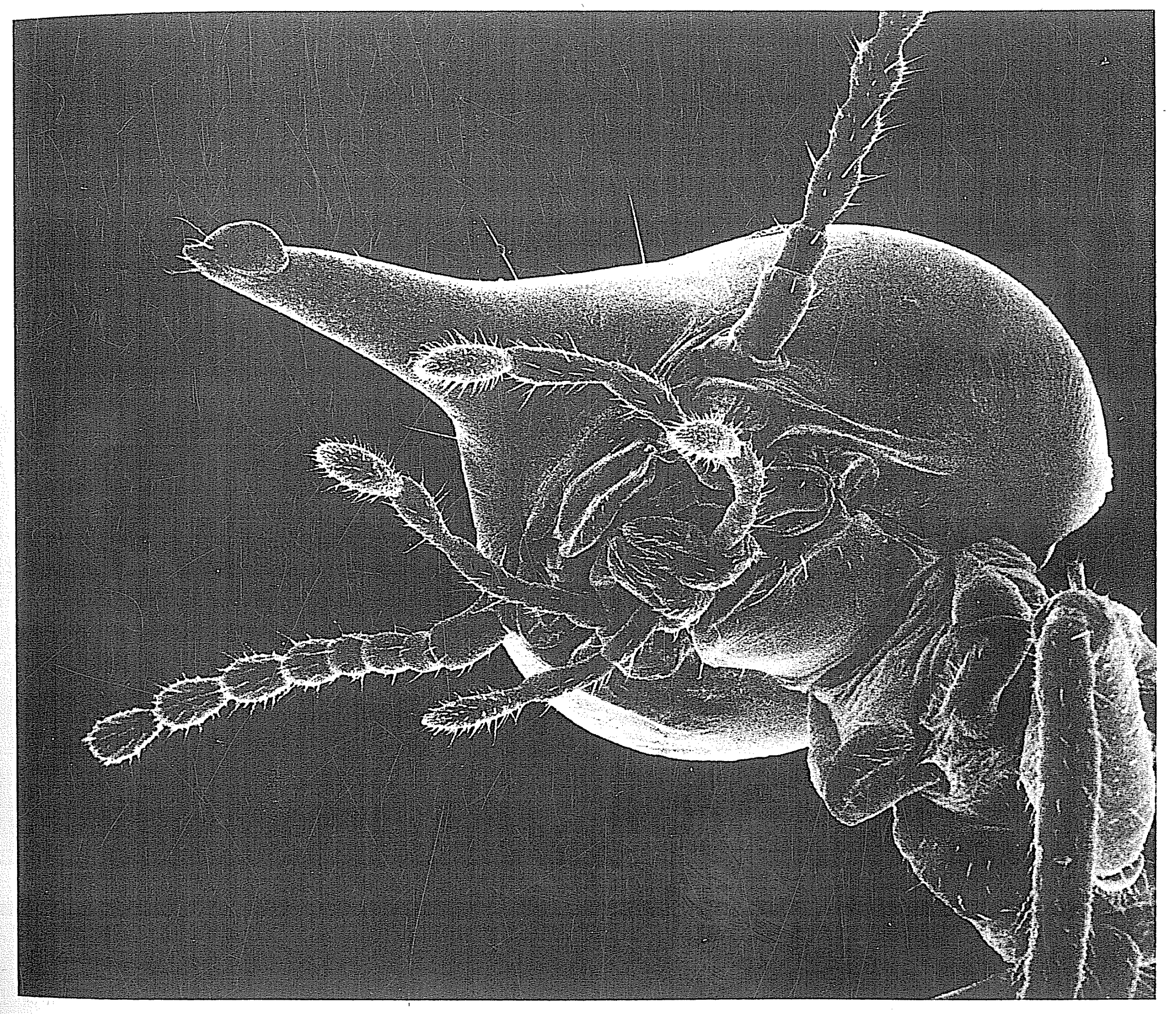


Figura 14-3

Cabeza de un soldado nasuto de Nasutitermes exitiosus, *vista por debajo. En este examen por microfotografía electrónica, que aumenta la cabeza 90 veces, puede verse una gota de secreción defensiva adherida al extremo del nasus. (Esta fotografía es cortesía de Thomas Eisner.)*

de los miembros superiores de esta subfamilia en los trópicos, evidencian que la técnica nasuta de la defensa química es muy satisfactoria. Con la ayuda de su «arma» fontanelar, accionada por una contracción de sus poderosos músculos mandibulares, un soldado nasuto es capaz de lanzar el material de la glándula frontal a una distancia de varios centímetros. La puntería del soldado está bien dirigida, a pesar del hecho de que es totalmente ciego. La naturaleza de la orientación de tiro de los soldados nasutos no ha sido aún estudiada, aún cuando por proceso de eliminación, pudiera ser olfativa o auditiva. Después de lanzar su secreción, el soldado frota el «nasus» contra el suelo y se retira hacia el nido, en apariencia carente de materiales para ejecutar una rápida serie de disparos. Debido a que los soldados nasutos son capaces de batir e inutilizar a un adversario a notable distancia, raras veces llegan a enredarse en sus propias secreciones. De todas formas tienen una ventaja sobre los soldados de muchas otras especies de termítidos, que se ven forzados a aplicar la secreción de sus glándulas mandibulares a cortas distancias. De acuerdo con Ernst (1959), la secreción de la glándula frontal de *Nasutitermes* no es tóxica y funciona exclusivamente como un mecanismo de enmarañamiento mecánico. Moore (1964, 1969), que ha estudiado la química de la especie australiana, informa que la secreción defensiva consta primaria o totalmente de terpenoides. La fracción volátil contiene α-pineno como componente principal, y β-pineno, limoneno e isómeros monocíclicos como componentes menores. La fracción «resinosa» contiene diversos poliacetoxi diterpenoides muy relacionados, que se hacen cada vez más viscosos y pegajosos en contacto con el aire. A medida que se evaporan los componentes volátiles, también sirven como sustancias de alarma, por lo que cuando un soldado dispara hacia un objetivo dado, los demás probablemente lo atacarán también.

Las castas extremas de soldados en algunas especies de termes y hormigas están tan especializadas que funcionan como escasamente más que órganos en el cuerpo del superorganismo que es la colonia. Su existencia apoya la importancia del procedimiento de aceptar la selección de la colonia como un mecanismo, y parece correcto seguir con la teoría de la optimización basada en el supuesto de que el mecanismo opera en general. Si la selección se da sobre todo a nivel de colonia, y las obreras son principal o totalmente altruistas con respecto al resto de la colonia, su número y comportamiento pueden regularse estrechamente a través de la evolución para alcanzar un vigor máximo de la colonia. En la teoría ergonómica desarrollada antes (Wilson, 1968a), postulé que la colonia madura, al alcanzar su tamaño predeterminado, puede esperarse que contenga tasas de castas que se aproximen a la *mezcla óptima*. Esta mezcla es simplemente la tasa de castas que puede conseguirse con una tasa máxima de producción de reinas y machos vírgenes, mientras la colonia está en o cerca de su tamaño máximo. Es útil pensar que una colonia de insectos sociales opera de algún modo en la misma forma como lo haría una factoría construida dentro de un fortín. Atrincherada en el sitio de anidamiento y arrasada por los enemigos y cambios caprichosos del ambiente físico, la colonia debe enviar buscadoras de alimentos, mientras convierte el alimento seguro del interior del nido en machos y reinas vírgenes, de forma tan rápida y eficaz como sea posible. La tasa de producción de formas sexuadas es una importante componente de la aptitud de la colonia, pero no exclusiva. Supongamos que estamos comparando dos genotipos pertenecientes a la misma especie. La eficacia relativa de los genotipos podría calcularse si poseyéramos la siguiente información completa: las tasas de sobrevivencias de las reinas y machos pertenecientes a ambos genotipos, a partir del momento en que abandonan el nido para sus vuelos nupciales; su probabilidad de éxito en el apareamiento; la tasa de sobrevivencia de las reinas fecundadas; y las tasas de crecimiento y sobrevivencia de las colonias fundadas por las reinas. Estos datos tan completos serían por supuesto muy difíciles de obtener. En orden a desarrollar una teoría inicial de la ergonomía, sin embargo, podemos conseguir lo que queremos restringiendo las comparaciones a las colonias maduras. Para conseguirlo y mantener aún la precisión, sería necesario seguir las diferencias en cuanto a sobrevivencia entre dos genotipos fuera del período de madurez de la colonia, reduciéndolas a un solo factor a tener en cuenta. Pero podemos sacrificar precisión sin perder el potencial de los resultados cualitativos generales, tomando la diferencia como cero. Ahora sólo nos interesa la madurez de la colonia, y dada la artificialidad de nuestra convención, la producción de formas sexuadas llega a convertirse en la medida exacta de la eficacia de la colonia. El papel a nivel de la selección de colonia en las características oscilantes de la población dentro de la colonia pueden verse ahora con claridad. Si, por ejemplo, colonias pertenecientes a un genotipo contienen, por término medio, 1000 obreras estériles, y producen 10 nuevas reinas vírgenes durante toda su vida, y las colonias pertenecientes al segundo genotipo contienen, como media, sólo 100 obreras, pero producen 20 nuevas reinas vírgenes, el segundo genotipo tiene una eficacia doble que el primero, a pesar de que la colonia sea menor. Como resultado, la selección reducirá el tamaño de la colonia. La menor eficacia del primer genotipo podría deberse a una menor tasa de sobrevivencia de las colonias maduras, o a una producción por término medio menor de formas sexuadas por cada colonia madura, o a ambas cosas. Lo importante es que la tasa de producción puede esperarse que moldee la organización y el tamaño de una colonia madura para hacer que esta tasa sea máxima.

La producción de formas sexuadas está determinada en gran parte por el número de «errores» cometidos por la colonia madura como un todo, en el transcurso de sus operaciones fortaleza-factoría. Un error se comete cuando alguna contingencia potencialmente dañina no es enfrentada con éxito, como un depredador que invade el interior del nido, una brecha en la pared de éste que se descuida el tiempo suficiente como para que se deseque una cámara de cría, una larva hambrienta que no se atienda, etc. El costo de los errores para una categoría

dada de contingencias, es el producto del número de veces que se realiza un error, por la reducción de la producción de reinas por error. Con esta definición formal, es posible inferir de forma directa un conjunto de teoremas básicos relativos a la casta. En el modelo especial, la producción media de reinas se considera como la diferencia entre el número ideal posible por la productividad del área de alimentación de la colonia y el número perdido por fallos en el enfrentamiento con las contingencias. (El modelo puede modificarse para incorporar otras componentes de la eficacia, sin alterar los resultados.) El problema evolutivo que he postulado para ser confrontado con los insectos sociales, puede resolverse de la siguiente forma: la colonia produce la mezcla de castas que hace máxima la producción de reinas. Para describir la solución en términos de un programa lineal simple, hace falta restar la solución en términos de la dualidad de la primera afirmación: la colonia desarrolla la mezcla de castas que le permite producir un número dado de reinas, con una mínima cantidad de obreras. En otras palabras, el objetivo es minimizar el coste energético.*

El caso más simple involucra dos contingencias cuyos costes excederían un «coste tolerable» postulado (por encima del cual tiene lugar la selección), conjuntamente con dos castas cuyas eficacias relacionadas con las dos contingencias difieren. Las inferencias que pueden hacerse a partir de esta simple situación pueden extenderse a cualquier número de contingencias y castas.

El paso más importante es relacionar los pesos totales, W_1 y W_2, de las dos castas de una colonia en un momento dado, con la frecuencia e importancia de las dos contingencias y las eficacias relativas de las dos castas al desempeñar las tareas necesarias. Apuntando el problema hacia la minimización del coste energético (véase Wilson, 1968a), la relación puede expresarse de forma lineal de la siguiente forma:

Curva de contingencia 1

$$W_1 = \frac{\ln F_1 - \ln k_1 x_1}{\alpha_{11}\ln(1 - q_{11})} - \frac{\alpha_{12}\ln(1 - q_{12})}{\alpha_{11}\ln(1 - q_{11})} W_2$$

Curva de contingencia 2

$$W_1 = \frac{\ln F_2 - \ln k_2 x_2}{\alpha_{21}\ln(1 - q_{21})} - \frac{\alpha_{22}\ln(1 - q_{22})}{\alpha_{21}\ln(1 - q_{21})} W_2$$

W_1 es el peso de todos los miembros pertenecientes a la casta 1 en una colonia media.

W_2 es el peso de todos los miembros pertenecientes a la casta 2 en una colonia media.

* Levins (1968) ha vuelto a inferir los mismos teoremas en términos de la dualidad opuesta, en orden a alinearlos con su teoría general de los conjuntos de eficacia. Su método presenta ventajas pedagógicas, pero es más difícil de relacionar con los fenómenos de comportamiento subyacentes.

F_1 y F_2 son los costos más altos tolerables debidos a las contingencias 1 y 2.

α_{11} es una constante tal que $\alpha_{11}W_1$ da el número medio de contactos individuales con una contingencia del tipo 1, por parte de los miembros de la casta 1, durante la existencia de la contingencia.

α_{12} es una constante tal que $\alpha_{12}W_2$ da el número medio de contactos individuales con una contingencia del tipo 1, por parte de los miembros de la casta 2, durante la existencia de la contingencia.

α_{21} y α_{22} son constantes similares a las otras dos, pero hacen referencia a las contingencias de tipo 2.

q_{11} es la probabilidad de que, en una contingencia difícil 1, una obrera de la casta 1 responda con éxito.

q_{12} es la probabilidad de que, en una contingencia difícil 1, una obrera de la casta 2 responda con éxito.

q_{21} y q_{22} son las probabilidades de las otras dos, pero con referencia a la contingencia 2.

x_1 y x_2 son los costos medios (en este caso, medidos por la no producción de reinas vírgenes) por fallo al afrontar las contingencias 1 y 2, respectivamente.

k_1 y k_2 son las frecuencias de las contingencias 1 y 2, respectivamente, en un período dado de tiempo.

He presentado esta cantidad de detalles para ilustrar una particular forma que podrían adoptar las curvas de contingencia, usando convenciones relacionadas con ideas intuitivamente simples concernientes al comportamiento. De hecho, no se han trazado curvas de especies actuales. Hasta el presente, los pasos necesarios para definir contingencias y medir sus efectos en poblaciones naturales son técnicamente formidables. El punto importante es que, bajo una gama muy amplia de condiciones concebibles, las curvas de contingencia deberían ser lineales o casi, o al menos podrían verterse gráficamente a esta forma.

La mezcla óptima de castas es aquella que proporciona una suma de pesos mínima de las distintas castas, mientras que mantiene los costos combinados de las contingencias a un nivel máximo tolerable. La forma en que se consigue la mezcla óptima en la evolución se expone a continuación. Cualquier nuevo genotipo que produzca una bajada de la mezcla más próxima al punto óptimo, también podrá producir un aumento de la cantidad neta media de reinas y machos. En términos energéticos, el número medio de reinas y machos por unidad de energía invertida por la colonia aumenta. Aun cuando las colonias que muestren el nuevo genotipo contengan más o menos la misma biomasa de adultos que las otras colonias, su producto neto medio será superior. En consecuencia, el nuevo genotipo se verá favorecido en la selección a nivel de colonia, y la especie como un todo evolucionará con mayor proximidad a la mezcla óptima.

La forma general de solucionar el problema de la mezcla óptima puede verse en la figura 14-4. Se ha postulado que el comportamiento puede clasificarse según conjuntos de respuestas con una correspondencia uno a uno con un conjunto de

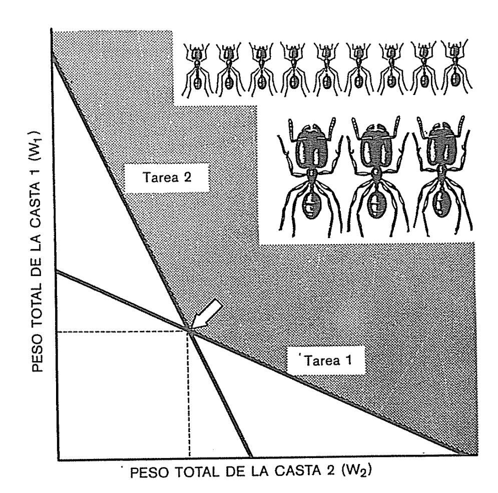
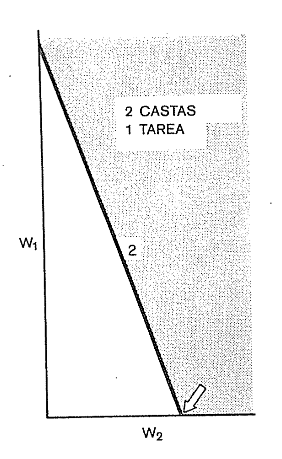


Figura 14-4

En este diagrama puede verse la forma general de solución al problema de la mezcla óptima en la evolución. En el caso más simple posible, se trata de dos tipos de contingencias («tareas») y de dos castas. La mezcla óptima para la colonia, medida en términos de pesos totales respectivos a todos los individuos de cada casta, es dada por la intersección de ambas curvas. La curva de contingencia 1, denominada «tarea 1», proporciona la combinación de pesos (W_1 y W_2) de ambas castas requeridas para mantener las pérdidas de producción de la reina al nivel umbral, debido a las contingencias del tipo 1; la curva de contingencia 2, denominada «tarea 2», da la combinación en referencia a las contingencias del tipo 2. La intersección de ambas curvas de contingencia, determina el valor mínimo para $W_1 + W_2$ que puede mantener las pérdidas debidas a ambos tipos de contingencias al nivel umbral. El modelo básico puede modificarse ahora para predecir los efectos en la evolución de las tasas de castas de varios tipos de cambios ambientales. (De Wilson, 1968a.)

clases de contingencias. Incluso en el caso de que esta concepción sólo se ajustara toscamente a la realidad, basta para desarrollar una primera teoría de la ergonomía. Por ejemplo, la representación gráfica de las figuras 14-5 y 14-6 muestra que, a medida que las contingencias se dan con frecuencias relativamente constantes, es una ventaja para la especie evolucionar de forma que en cada colonia madura existe una casta especializada en responder a cada tipo de contingencia. En otras palabras, una casta debería tender hacia la perfección de la respuesta apropiada, incluso a expensas de perder perfeccionamiento en otras tareas.

Un curioso posible defecto en la evolución de las castas puede verse en la figura 14-7. Este teorema se infirió como respuesta a la siguiente cuestión: Si las consecuencias esperadas de la selección a nivel de colonia son la proliferación y la divergencia de castas, ¿por qué no han alcanzado mayores proporciones en los insectos sociales? De hecho, estas cualidades varían en gran medida de un género a otro e incluso de una a otra especie. La única respuesta acorde con la teoría es que, en la mayor parte de sistemas en evolución, los niveles diversos alcanzados por especies en particular son compromisos entre presiones de selección opuestas. La presión obvia que puede oponerse a la proliferación y a la divergencia es la fluctuación ambiental. En la figura 14-7 podemos ver que un cambio a largo plazo puede eliminar una casta si la que la sustituye (asumiendo otras tareas gracias a su superior número) no está muy especializada. En este ejemplo, la contingencia 2 ha aumentado lo bastante su frecuencia (o importancia) como para desplazar la curva de contingencia hacia la derecha de la curva de contingencia 1 en la intersección con el eje W_2. En consecuencia, el número de obreras de la casta 2 requerido para cuidar a la contingencia 2 es también más que suficiente como para cuidar a la contingencia 1. La presencia de la casta 1 reduce la eficacia de la colonia, y si el cambio ambiental es de larga duración, la casta 1 tenderá a ser eliminada mediante



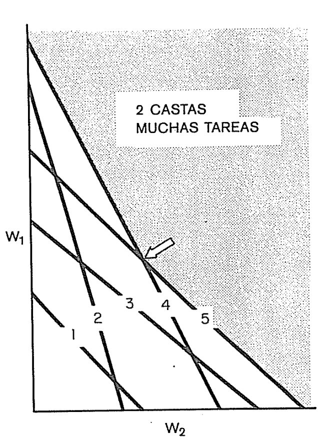


Figura 14-5

El diagrama de la izquierda muestra que, cuando hay más castas que tareas, el número de estas últimas se reducirá en la evolución para igualar al número de las primeras. Las castas excedentes, al ser eliminadas, serán las menos eficaces (en este caso, la casta 1). El diagrama de la derecha muestra que, si hay más tareas que castas, la mezcla óptima de las mismas se verá totalmente determinada por aquellas tareas, de número igual o inferior al de castas, que afronten las contingencias de mayor importancia para la colonia (en este caso, las tareas 4 y 5). (De Wilson, 1968a.)

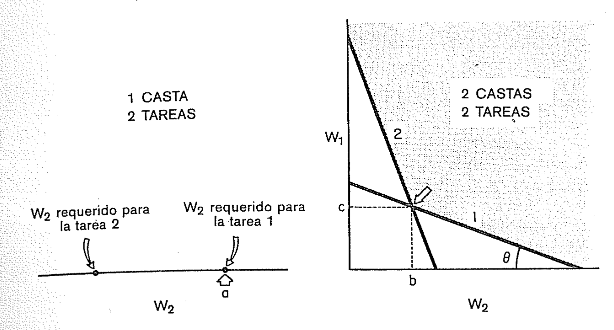


Figura 14-6

Siempre es ventajoso para una especie el desarrollar nuevas castas, hasta que haya tantas de ellas como contingencias, y cada caso se especializa sólo en una contingencia. Este teorema puede comprenderse con facilidad comparando los dos gráficos de esta figura. Con la adición de la casta 1 en la figura de la derecha, el peso total de obreras pasa de a *a* b + c. *Ya que la casta 1 está especializada en la tarea 1,* θ *es agudo; de todas formas,* a − b > c *y* a > b + c, *para cualesquiera* a, b *y* c. *(De Wilson, 1968a.)*

selección a nivel de colonia. En este caso la especie rastrea el ambiente para adquirir una nueva mezcla óptima que elimine a la casta sustituida. Así pues, si los rasgos críticos del ambiente cambian en una proporción lo bastante baja como para ser seguidos por la especie, pero demasiado alta como para permitir mucha especialización en las castas de individuos, tanto el número como el grado de especialización de las castas se mantendrá bajo.

A otro nivel, los rasgos críticos del ambiente pueden cambiar de forma demasiado rápida como para ser seguidos genéticamente, o con excesiva lentitud como para dar a cada colonia una duración consistente de su vida. En este caso, una mezcla de castas especializadas sería inferior a unas pocas formas especializadas capaces de adaptarse a las nuevas circunstancias.

Esta forma de teoría ergonómica también revela dos formas en que las consecuencias a nivel de colonia de la selección, pueden ser exactamente opuestas a las que provienen de la selección a nivel individual. En las figuras 14-8 y 14-9 se ve que existe una relación entre el grado predominante de especialización de la casta, y la magnitud del cambio en la mezcla óptima que es invocado merced a un cambio dado en el ambiente. Las castas representadas en la figura 14-8 no están especializadas de forma relativa. La tarea 2 se ve que llega a ser de alguna forma menos común (o menos importante); esto da como resultado una variación de la curva de contingencia hacia el origen sin que cambie la pendiente. En consecuencia, los cambios óptimos de la mezcla van desde una predominantemente comprendida por la casta 2, hasta otra que lo está por la 1. En contraste, las castas representadas en la figura 14-9 están altamente especializadas y una variación en la curva de contingencia ocasiona ligeros resultados en las tasas de castas. Estos modelos conducen a la conclusión de que las especies con unas castas inicialmente no especializadas presentarán, por término medio, menos castas y tasas de ellas más variables, y este efecto se verá aumentado en los ambientes fluctuantes. Cuanto más especializada llega a ser una casta en la evolución, más atrincherada llega a estar, en el sentido de que es más probable que estén representadas en la mezcla óptima, independientemente de las fluctuaciones ambientales a largo término. Aquí tenemos un peculiar resultado teórico de la selección, lo opuesto a la selección a nivel individual. En la teoría clásica genética de poblaciones, que se basa en la selección individual, son los genotipos generalizados y las especies, y no los especializados, los que es más probable que sobrevivan frente a fluctuaciones a largo plazo del ambiente.

El segundo resultado peculiar de la selección a nivel de colonia, ilustrado en la figura 14-10, envuelve la relación entre eficacia y representación numérica de una casta dada. Si, en

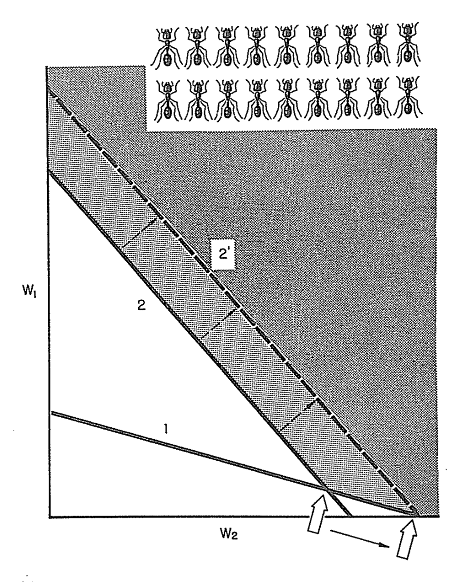


Figura 14-7

Cambio a largo plazo en el ambiente que puede ocasionar la pérdida evolutiva de la casta, incluso cuando la tarea en que esté especializada siga siendo tan frecuente e importante como siempre. (De Wilson, 1968a.)

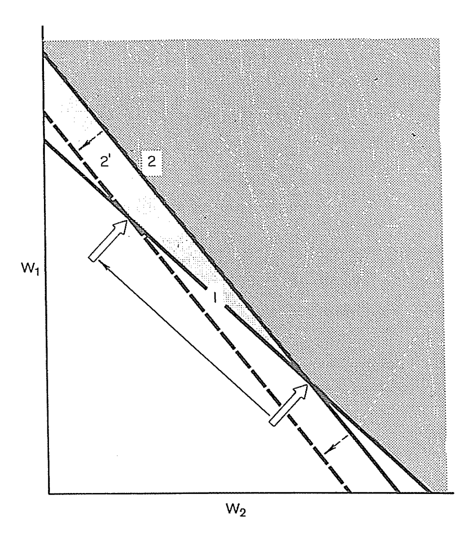


Figura 14-8
Si las castas no están relativamente especializadas, cambios pequeños pero a largo plazo en el ambiente desembocarán en última instancia en grandes cambios evolutivos de las proporciones óptimas de las castas. (De Wilson, 1968a.)

el transcurso de la evolución, una casta aumenta su eficacia y las otras no, el peso total proporcional de la casta mejorada descenderá. En otras palabras, el resultado esperado de la selección a nivel de colonia es precisamente el opuesto al de la de la selección individual, lo que representaría un incremento de la forma más eficaz.

La teoría ergonómica no será fácil de probar. Los pasos requeridos para definir las contingencias y medir sus efectos en poblaciones naturales, exigirán una mayor atención a la biología de las colonias de los insectos de la que se ha prestado hasta ahora. Incluso no veo forma de experimentar con mucha profundidad con la evolución de castas, excepto por este medio, o al menos, por estudios comparables guiados por alguna otra forma de teoría ergonómica más inteligente.

Existe poca información relativa a evidencias empíricas indirectas relevantes de los teoremas ergonómicos que se acaban de presentar. Este es el caso, por ejemplo, de algunas líneas filéticas de hormigas que han perdido una casta (la de los soldados) secundariamente. Aun cuando la teoría permita esta posibilidad, no está demostrada en cuanto a su realización. Un segundo y más sugestivo punto de evidencia es el hecho de que las castas físicas son más frecuentes en las faunas tropicales de hormigas que en las templadas. Esta regla está de acuerdo con el postulado de las castas que siempre tienden a proliferar en la evolución, pero reducen su respuesta simultáneamente a las fluctuaciones ambientales, siendo el grado de ésta proporcional al grado de fluctuación. En tercer lugar, este es un hecho acorde con la teoría, pero que todavía queda lejos de probar que las castas más especializadas se hallen primariamente en géneros y especies tropicales. Los extravagantes soldados de géneros tales como *Paracryptocerus, Pheidole (Elasmopheidole), Acanthomyrmex, Zatapinoma* y *Camponotus (Colobopsis)* y de géneros de termes como *Nasutitermes, Mirotermes, Anacanthotermes* y *Capritermes,* se limitan todos a los trópicos y subtrópicos. El polimorfismo en especies de hormigas templadas, representando los miembros menos extremados de *Pheidole, Solenopsis, Monomorium, Myrmecocystus* y *Camponotus,* es predominantemente de las formas más simples producidas por alometría. Esta correlación climática es predecible a partir del teorema de que la especialización en castas ya en existencia debería incrementarse indefinidamente, hasta encontrar fuerzas selectivas opuestas impuestas por las fluctuaciones ambientales.

Schopf (1973) ha apuntado que la teoría ergonómica también se aplica a la diferenciación de zooides y a la división del trabajo en colonias de invertebrados. En los ectoproctos, que

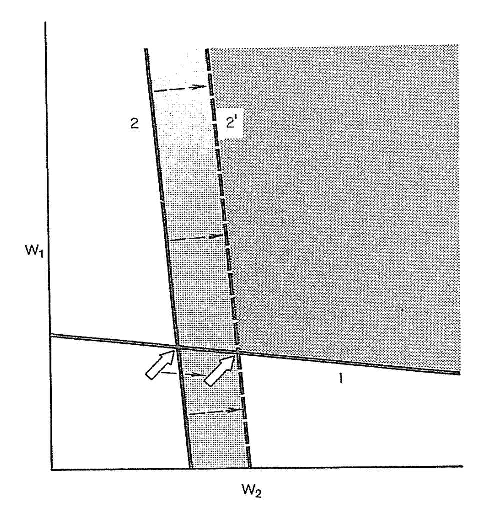


Figura 14-9
Las castas más especializadas están agregadas, produciéndose los cambios evolutivos más reducidos en la mezcla óptima, frente a los cambios ambientales a largo plazo. (De Wilson, 1968a.)

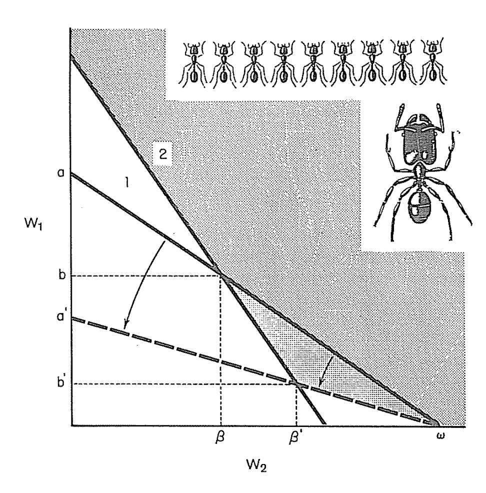


Figura 14-10

Si una casta aumenta su eficacia durante la evolución, y las otras no, disminuirá el peso total proporcional a la casta mejorada. Estos resultados teóricos de la selección a nivel de colonia, se oponen a lo que podría esperarse a partir de la selección a nivel individual, que tiende a aumentar mejorando los fenotipos. (De Wilson, 1968a.)

constituyen el elemento principal del viejo phylum Bryozoa, los zooides parecen a menudo los picos de las aves (avicularia), látigos (vibracularia), y otras formas extrañas (véase el capítulo 19). Los estudios preliminares indican que cada tipo presenta un comportamiento distinto amoldado a una función en particular. El polimorfismo de los zooides se encuentra desarrollado de forma máxima en los ambientes más estables. Esta condición se halló en el 75 % de las especies capturadas en los trópicos, el Ártico y las profundidades marinas. En contraste, el polimorfismo no se presentaba en faunas recogidas en estuarios, el menos estable de los ambientes estudiados.

PAPELES EN LAS SOCIEDADES DE VERTEBRADOS

Podemos considerar ahora la cuestión clave sobre los papeles en sociedades de vertebrados, que es la siguiente: ¿Hasta qué punto las clases edad-sexo y otras categorías de individuos están definidas por perfiles de comportamiento comparables a las castas de los invertebrados? En otros términos, ¿puede existir una sociedad ergonómica de vertebrados? La respuesta, como se ha sugerido antes, reside en la intensidad de la selección de grupo en referencia a la diferenciación del comportamiento.

La mejor forma de atacar el problema podría ser la partición de las diferencias del comportamiento en papeles *directos* e *indirectos*. Un papel directo es un comportamiento determinado o un conjunto de ellos mostrado por un subgrupo que beneficia a otros y de alguna forma, a todo el grupo. Un papel indirecto es el comportamiento que beneficia sólo a los individuos que lo ostentan, siendo neutro o incluso destructor para otros subgrupos. El papel directo es favorecido por la selección de grupo, o al menos no actúa contra él. Puede ir en detrimento del individuo y su progenie, como en los actos de las castas de hormigas y zooides de las colonias de invertebrados. En este caso hay una selección de grupo favorable casi con seguridad. O el papel directo puede aumentar la eficacia individual, al mismo tiempo que refuerza la sobrevivencia del grupo o al menos, sin disminuirla. Los papeles directos favorecidos por la selección de grupo están sujetos a la optimización ergonómica con respecto al número de individuos que despliegan el papel y la intensidad con que se expresa. Esto es evidentemente lo que Gartlan (1968) tenía en mente al describir las sociedades de primates en términos de papeles: «El grupo es una unidad adaptativa cuya forma real es determinada por presiones ecológicas. Distintos papeles de importancia en condiciones ecológicas determinadas son asumidos por animales distintos.» En contraste, un papel indirecto es simplemente el resultado de un comportamiento egoísta que puede ser manifestado por algunos, pero no por todos los miembros de la sociedad. Si la magnitud de la selección genética individual es al menos comparable a la tasa de extinción del grupo opuesta a ella, el papel se mantendrá en un estado de equilibrio polimórfico (véase el capítulo 5). Pero en ningún sentido puede ser un papel indirecto ergonómicamente optimizado en referencia a una sociedad como un todo.

La mayoría de papeles definidos hasta la fecha en vertebrados no humanos son, aparentemente, de naturaleza indirecta. Consideremos a los líderes de las bandadas de palomas torcaces europeas. Constituyen el frente de avance de las reuniones para comer, pero se hallan en esta posición sólo porque se ven desplazados por los machos dominantes quienes controlan el centro. Debido a que constantemente miran de reojo hacia atrás, hacia el grupo que avanza, comen menos y están más expuestos a la inanición en los tiempos difíciles (Murton y col., 1966). Algunos autores han hablado sobre el papel de las aves y mamíferos jóvenes como dispersantes de la especie, colonizando nuevos territorios e intercambiando genes entre poblaciones. Si bien es cierto que los individuos viajan más lejos cuando son jóvenes, la diferencia es generalmente el resultado de su posición subordinada en el lugar de nacimiento. Sus bases adaptativas son las mayores probabilidades que esto da a los jóvenes animales de ganar terreno o de llegar a la dominación en los nuevos lugares. El papel que los jóvenes juegan con respecto a la dinámica de poblaciones y corriente genética es, probablemente, indirecto. Los murciélagos de la

especie *Pteropus giganteus* forman grandes agregaciones diurnas en ciertos árboles de los bosques asiáticos. Cada macho tiene su propio lugar de descanso y los individuos subordinados ocupan las ramas inferiores, sufriendo por tanto una mayor exposición a los depredadores terrestres. Los machos subordinados usualmente ven antes el peligro y alertan al resto de la colonia con sus excitados movimientos. Sirven como centinelas muy efectivos para la totalidad del grupo (Neuweiler, 1969), pero su papel es claramente de naturaleza indirecta. Los papiones sagrados hembras tienen la mitad del tamaño de los machos y están subordinados a ellos. Cuando las tropas comen en los bosquecillos de acacias, los machos toman la delantera con las flores y semillas, mientras que las hembras son capaces de coger las ramas más pequeñas que no soportarían el peso de los primeros (Kummer, 1971). Los «papeles» de los dos sexos al hacer un uso completo de los recursos alimentarios están claros, pero son indirectos en el sentido que acabamos de definir. Ejemplos similares podrían multiplicarse indefinidamente.

Los casos de papeles directos son mucho más difíciles de hallar en vertebrados. Los perros salvajes adultos africanos parece que se dividen el trabajo de forma que beneficie a la jauría en su totalidad. Los adultos incluyendo a la madre, permanecen detrás con las crías durante la caza, y los cazadores con éxito regurgitan carne para ellos al volver a la guarida. Los machos adultos de babuino verde cooperan hasta un grado impresionante manteniendo un servicio de policía alrededor de la tropa. Cuando los jóvenes registran una alarma o excitación, el macho adulto más próximo investiga la causa. Si su propia reacción es lo bastante intensa, los demás machos adultos se dirigen en su auxilio (Rowell, 1967). Los machos de espalda canosa de los gorilas de montaña, juegan múltiples papeles en las tropas que dirigen. Cuando un grupo pierde al macho conductor, parece que busca a otro (Schaller, 1963). Quizás ninguna otra evidencia sugiera con más intensidad la naturaleza directa de un papel que el esfuerzo por parte del grupo para hallar a otro animal que ocupe este puesto.

En las sociedades de vertebrados ¿se dan las castas en adición de los papeles directos? Si la selección de grupo es lo bastante fuerte, no hay razón por la cual los sistemas de castas no hayan podido evolucionar. Pudieran incluso tener una base fisiológica, como en la mayor parte de insectos sociales. En este caso los individuos, en principio, poseerían el mismo potencial para llegar a pertenecer a cualquier casta. Una vez que un animal haya sobrepasado un cierto umbral en su crecimiento y diferenciación, su casta se fijaría por cierto tiempo. Aunque los sistemas fisiológicos de castas parezcan intuitivamente los más fácilmente generados y optimizados en la evolución, no podemos descartar la posibilidad de que los genes que influencian algunos aspectos del comportamiento existan en un estado de polimorfismo equilibrado, debido a que sus portadores benefician a los que no los llevan, y de alguna forma, al grupo en su totalidad. Tales genes podrían ser altruistas o no, es decir, podrían contrarrestar o reforzar la selección a nivel individual. Explicándolo de otra manera, una selección de grupo relativamente fuerte podría tender a favorecer la evolución de la diversidad genética dentro de las sociedades, al contrario que entre ellas. Los genes de una sociedad cerca de la mezcla ergonómica, poseerían una eficacia mayor que aquellos alejados de ella, incluidos aquellos poseedores de una menor diversidad. Sin embargo, las *frecuencias* génicas específicas son más difíciles de mantener por selección que los *genes* específicos, y tales genes pueden programar individualmente sistemas fisiológicos de castas.

Las castas en los vertebrados, de existir, deberían tomar la forma de tipos distintivos fisiológicos o psicológicos que recurrieran repetidamente a frecuencias predecibles dentro de las sociedades. Algunas serían probablemente de comportamiento altruista, como los homosexuales que realizan servicios característicos, las «tías solteras» que sustituyen a las madres, los soldados que se autosacrifican y que son menos eficaces reproductivamente, etc. La prueba más directa y practicable de la hipótesis de la casta es si la varianza fenotípica dentro de las sociedades excede a la de muestras comparables a partir de especies no sociales muy relacionadas, o al menos, de otras menos sociales. De no ser cierto, la hipótesis se niega; si lo es, la hipótesis se ve apoyada pero aún no probada. En los casos donde la varianza es superior, se ve más asociada con una diversidad genética superior, por lo que se indica la posibilidad de un sistema genético de casta. Los zoólogos de vertebrados parece que no han investigado conscientemente estas posibilidades, aunque los recientes trabajos teóricos de Triver relativos al conflicto progenitores-descendencia afrontan el celibato y otros tipos de comportamiento de autosacrificio, como un posible resultado del tipo de selección de los vertebrados (véase el capítulo 16). Las evidencias son escasas y equívocas. Jolicoeur (1959) nos informa de que las poblaciones de lobos son muy polimórficas en cuanto a tamaño y color, mientras que Fox (1972) ha detectado grandes diferencias entre los miembros de la misma camada en cuanto a reactividad, comportamiento explorador y capacidad de matar a la presa. Otros autores han comentado la existencia de espectaculares variaciones en jaurías de perros salvajes africanos, así como de diferencias faciales en babuinos y chimpancés que permiten a los observadores humanos reconocer a los individuos gracias a la vista. Esta variación tiene diversas explicaciones contradictorias, pero está de acuerdo con la hipótesis de las castas hereditarias en sociedades avanzadas de mamíferos.

La existencia de papeles directos y castas en las sociedades de vertebrados sólo es indicada por evidencia marginal limitada a los más sociales de los mamíferos. Esta limitación pone al papel como concepto científico en considerables dudas. La expresión puede ser utilizada en un sentido metafórico, intuitivamente y cambiablemente definida, pero no es probable que adquiera una firme definición operacional en un futuro inmediato. La clasificación de los papeles indirectos sigue siendo una formidable dificultad, quizás inútil. Después de unos valientes inicios, la literatura relativa a primates se ha fundado

en una simple lista de categorías. Algunos autores, por ejemplo Bernstein y Sharpe (1966), así como Crook (1971), equipararon los papeles con sus perfiles. La categoría estaba definida por el sexo, la edad, y quizás también por algún rasgo social diagnóstico, y entonces se exploraron sus otras cualidades estadísticamente distintivas. Así pues, se hizo referencia a los «papeles» del macho de control, el secundario, el aislado, el central, el periférico, etc. Gartlan (1968), en contraste, equiparó los papeles con los actos del comportamiento social: vigilancia territorial, aproximación de miembros de otra tropa de manera amistosa, etc. Semejantes clasificaciones ortogonales son multiplicativas cuando se toman conjuntamente, y por tanto incrementan la confusión exponencialmente. Además, en ausencia de definiciones operativas basadas en la ergonomía, las categorías dentro de una clasificación pueden subdividirse hasta el nivel de miembro del grupo, procedimiento ya intentado por Saayman (1971a) y Fedigan (1972).

Para realizar esta crítica no hay que poner en duda el valor de las listas de comportamientos sociales ni de los análisis de los perfiles de comportamiento. Todo lo que sugieren aquí es que pueden ser llamados por su propio nombre y no oscurecidos por referencias innecesarias a los papeles. Si esto es cierto, ¿podría decirse que el concepto de papel tiene alguna utilidad en la sociobiología de vertebrados? La respuesta es sí. Existen algunas pocas formas de conducta social que pueden denominarse papeles de forma conveniente y tratarse como elementos separados en el análisis de ciertas sociedades de vertebrados. Dos de ellos, liderazgo y control, se revisarán ahora brevemente. Sólo es preciso tener en cuenta que cada uno de ellos es una colección heterogénea de comportamientos vagamente definidos por la función a través de las especies, y considerados como papeles debido a su empleo por parte de un subgrupo de la sociedad al afectar al comportamiento y bienestar del grupo en su totalidad.

Liderazgo

Cuando los zoólogos hablan acerca del liderazgo, usualmente se refieren al simple acto de dirigir a otros miembros del grupo durante el movimiento de un lugar a otro. En muchos casos este papel se asume de forma casual, incluso accidental. Los peces que forman cardúmenes, como mújoles y aterínidos, son «conducidos» de un momento a otro por cualquier pez que se halle al frente debido al movimiento del cardumen en su totalidad. Los individuos frecuentemente intentan volverse hacia el interior del grupo, por lo que los segundos rangos son llevados hacia el frente. Cuando el cardumen halla a un depredador u objeto impasible, los miembros se alejan individualmente. En consecuencia, todo el cardumen gira hacia un lado o invierte su dirección, y los peces de los flancos o del fondo se convierten en los nuevos líderes (Shaw, 1962). Las bandadas de aves menos organizadas, por ejemplo los grupos de estorninos que están comiendo, se mueven de forma similar, con los líderes volando simplemente con más rapidez (Allee, 1942). En las bandadas de palomas torcaces y cornejas, las aves más experimentadas, en una situación en particular toman la iniciativa, mientras que las otras las siguen (Lorenz, 1935; Collias, 1950). El liderazgo en los grandes grupos de ungulados también es de carácter casual y variable. La vanguardia de las manadas de renos está compuesta en su mayor parte por los individuos más tímidos e infatigables, quienes son los primeros en parar de comer, los primeros en descansar y rumiar, y los primeros en volverse a poner en movimiento (V. M. Sdobnikov, en Allee y col., 1949). En manadas de ciervos de manchas blancas *(Axis axis)* y en el gaur *(Bos gaurus)* en la India, tanto las hembras como los machos adultos asumen el papel de conductores, predominando las primeras. En momentos de peligro, el primer individuo que escapa es seguido por los restantes (Schaller, 1967).

Unas pocas especies de mamíferos poseen formas más fuertes de liderazgo, más cercanas con el papel jugado por los seres humanos. Cuando los miembros de una jauría de lobos viajan en fila de uno, uno cualquiera de ellos puede ir a la cabeza. Pero durante las persecuciones es el macho dominante quien asume la jefatura. Dirige el ataque a la presa y a veces el acoso después de que los otros renuncian. En un caso observado por Mech (1970), un macho detuvo a la jauría volviéndose y arremetiendo contra sus seguidores. Los machos dominantes también asumen el liderazgo desafiando a las jaurías intrusas. Las manadas de ciervos están mucho mejor organizadas que las de la mayoría de otros ungulados. Una cierva fértil conduce al grupo, y sus seguidores incluyen a menudo incluso jóvenes machos. Una segunda cierva fértil normalmente educa a las crías (Darling, 1937). Las manadas de elefantes africanos están organizadas de una forma casi idéntica. Los clanes de carneros merinos también están altamente estructurados. Las hembras y machos adultos usualmente se hallan aparte, excepto en la época de celo, y el liderazgo es asumido en cada grupo por los individuos mayores y más viejos (Geist, 1971a).

En unas pocas especies, el liderazgo cambia de un momento a otro de un individuo o subgrupo a otro, de una forma predecible que está de acuerdo con el cambio de las circunstancias. Los grupos familiares de las cebras son pequeños y están organizados según fuertes jerarquías de dominación, con el macho alfa en la posición más alta. Cuando el grupo se dirige hacia las charcas, el macho conduce; pero cuando éste se marcha, la hembra dominante es la que se pone a la cabeza y el macho educa a las crías (Klingel, 1968). La modificación parece ser adaptativa, pues el macho se coloca siempre entre su familia y la charca, donde se concentran la mayor cantidad de depredadores. El ganado añal observa un modelo de modificación que no es tan fácil de explicar. Cuando la manada se mueve de forma casual y libre, los individuos de rango medio y alto están cerca del frente, con los primeros asumiendo el liderazgo real. Pero cuando el ganado es forzado a moverse, son los individuos de rango bajo quienes toman la delantera (Beilharz y Mylrea, 1963).

Control

Ya que el concepto de papel fue primeramente introducido en la literatura sobre los primates, el paradigma clave ha sido el animal de control. El punto al que han dado más importancia Bernstein, Crook, Gartlan y otros autores, es que la dominación y la función de control son separables. Las dos formas de interacción están generalmente correlacionadas, pero no obstante, son distintas. En algunos animales, como por ejemplo el mono ardilla *Saimiri sciureus*, existe un animal de control pero no un orden de dominación abierto. Esta es una importante generalización, pero por desgracia ha sido semánticamente oscurecida. Se ha producido un fallo al distinguir entre uno o más comportamientos de control, que pueden definirse si hace falta descendiendo hasta los mecanismos neuromusculares, y los perfiles de comportamiento de los animales de control. El modelo de comportamiento elemental que constituye el papel es la intervención en los episodios agresivos, con el resultado de reducirlos o detenerlos. En los grupos de monos el control se consigue casi siempre mediante la amenaza o el castigo. Kawamura (1967) lo describe en el macaco japonés de la siguiente forma: «Cuando un mono de la tropa es atacado por otro, emite un exagerado grito en demanda de ayuda, con lo que el macho jefe se lanza rápidamente al ataque y castiga al agresor. Cuando los jefes llegan al lugar, muchos otros monos los adulan mientras el agresor ataca aún a otro mono como si fuera un nuevo enemigo, aumentando la confusión. Ya que los monos crean semejante frenesí, los observadores se preguntan a veces si el propósito real de la ostentación es el castigo del agresor o no. Usualmente, sin embargo, los líderes encuentran al agresor original y lo castigan, aunque pueda parecer que ya no están enfadados con él». Si un animal que está observando un comportamiento de control es caracterizado más allá, se ve que es prominente en la conducción del grupo y en la defensa contra los intrusos, al mismo tiempo que sirve como centro de atención para los otros miembros del grupo. Pero debe admitirse que estos son papeles adicionales y no una parte del comportamiento de control per se, a no ser que nos cuidemos de ampliar la definición de control hasta llegar a la inutilidad. La forma correcta de analizar los papeles es definiéndolos como formas discretas de conducta en especies en particular, para establecer su grado de correlación dentro de los miembros del grupo, identificando finalmente a las categorías de individuos de acuerdo con los papeles de los que usualmente están investidos. La correspondencia de los perfiles del papel con ciertos grupos de edad y sexo, e incluso de castas, es un rasgo importante pero separable.

PAPELES EN LAS SOCIEDADES HUMANAS

La pobreza y vaguedad de los papeles en las sociedades de primates no humanos subrayan sus riquezas e importancia en el comportamiento humano. La existencia humana, según Erving Goffman y sus compañeros microsociólogos han argüido, es en gran medida una elaborada representación de papeles en presencia de otros. Cada ocupación —el médico, el juez, el camarero, etc.— se realiza independientemente del auténtico funcionamiento de la mente que está detrás de la persona. Las desviaciones significativas son interpretadas por los demás como señales de incapacidad mental y de no merecer confianza.

La representación de los papeles en los seres humanos difiere de la de otros primates, incluyendo incluso al chimpancé, de diversas formas íntimamente conectadas con el lenguaje y una elevada inteligencia. Los papeles son autoconscientes: el actor sabe que está representando por amor de los otros hasta cierto punto, y continuamente reafirma su persona y el impacto que en los demás tiene este comportamiento. Los modelos de su propia clase social y ocupación son elegidos e imitados. La representación del papel es cuidadosa. El individuo puede cambiar sus ropas y personalidad, e incluso su forma de hablar fuera del trabajo, pero mientras está en él su representación debe ser convincente o los demás sospecharán que no es sincero o competente. Los papeles humanos son muy numerosos. En las sociedades humanas cada individuo está familiarizado con las normas de comportamiento para ganar puntos, o cientos de ocupaciones y posiciones sociales. La división del trabajo está basada en estas distinciones memorizadas, de forma análoga a la determinación fisiológica de castas en los insectos sociales. Pero mientras que la organización social en las colonias de insectos depende de un comportamiento altruista y programado gracias a una mezcla de castas ergonómicamente óptima, la prosperidad de las sociedades humanas está basada en abandonos entre los individuos que representan papeles. Cuando demasiados seres humanos intervienen en una ocupación, aumentan sus tasas costo-beneficio, y algunos individuos se pasan a campos menos poblados por motivos egoístas. Cuando demasiados miembros de una colonia de insectos pertenecen a una casta, surgen diversas formas de inhibición fisiológica, como por ejemplo, una mayor o menor producción de feromonas, lo que hace desviar a otros individuos hacia castas distintas.

Los vertebrados no humanos carecen de los mecanismos básicos para conseguir una avanzada división del trabajo por los medios de los insectos o de los seres humanos. Las sociedades humanas son únicas en un sentido cualitativo. Han igualado, y a veces superado en mucho a las sociedades de insectos, en cuanto a división del trabajo. Podemos especular que si la evolución de primates superiores no humanos continuara actualmente más allá del chimpancé, alcanzaría un sistema de papeles similar al modelo humano. Con un aumento de la inteligencia, vendría la capacidad de hablar, la conciencia de la persona, las largas memorias de relaciones personales, y el reconocimiento explícito del «altruismo recíproco» a través de abandonos iguales y a largo plazo. ¿Emergieron estas cualidades como consecuencia de una inteligencia superior durante la evolución humana? ¿O fue al revés, que la inteligencia fue construida por pieza como un rasgo capacitador para crear a las cualidades? Esta distinción, que no es trivial, será explorada con más detalle en la discusión del capítulo 27.

Capítulo 15

Sexo y sociedad

El sexo es una fuerza antisocial en la evolución. Los lazos se forman entre los individuos a pesar del sexo y no gracias a él. Las sociedades perfectas, si podemos ser lo bastante ingenuos como para definirlas como sociedades que carecen de conflictos y poseen los más altos grados de altruismo y coordinación, es más probable que evolucionen cuando todos los miembros sean genéticamente idénticos. Cuando se introduce la reproducción sexual, los miembros del grupo se hacen genéticamente distintos. Progenitores y descendencia están separados por al menos una reducción de un medio en los genes compartidos a través del descendiente común, y las parejas por aún más. El resultado inevitable es un conflicto de intereses. El macho aprovechará más si puede inseminar a otras hembras, incluso con el riesgo de perder aquella porción de eficacia inclusiva investida en la descendencia de su primera pareja. Inversamente, la hembra aprovechará más si puede tener siempre la ayuda del macho, independientemente del coste genético impuesto a él por la negación de otras parejas. La descendencia puede aumentar su eficacia biológica personal al continuar demandando los servicios de los padres, para los que sería más provechoso criar una nueva generación. Los adultos se opondrán a estas demandas intensificando el proceso de abandono y usando la agresión de ser necesario. Los resultados de estos interesantes conflictos son la tensión y unos estrictos límites para la extensión del altruismo y la división del trabajo.

La fuerte tendencia de las especies polígamas a evolucionar hacia el dimorfismo sexual refuerza este aceptado constreñimiento genético. Cuando la selección sexual opera entre los machos, los adultos llegan a ser mayores y más ostentosos, y sus formas de conducta y requerimientos ecológicos tienden a apartarse de los de las hembras. Una consecuencia es la partición de la incipiente sociedad, no en las castas designadas para promover la eficiencia de la sociedad, sino en papeles sexuales secundarios que mejoran las eficacias biológicas individuales en oposición a las de grupo. El antagonismo entre sexo y sociabilidad es mostrado más espectacularmente por los insectos sociales. Sólo en algunos de los termes superiores, la determinación de la casta está basada en las diferencias sexuales. Específicamente, en el primitivo género de las nasutitermitinas *Syntermes* y las cultivadoras de hongos Macrotermitinae, las obreras mayores son machos, y las menores, hembras; en el género de las amitermitinas *Microcerotermes* y en las Nasutitermitinae, se cumple lo opuesto. También, entre una gran mayoría de las especies de las nasutitermitinas, los soldados son normalmente, todos machos, mientras que en las Macrotermitinae y Termitinae, son por lo común hembras. En contraste, la determinación de castas no parece estar ligada al sexo en lo que queda de termes superiores, o en las familias más inferiores, los Mastotermitidae, Kalotermitidae, Hodotermitidae y Rhinotermitidae. En los Hymenoptera sociales, comprendiendo a hormigas y abejas y avispas sociales, los miembros de las castas estériles son invariablemente hembras. Los machos no pueden ser considerados como castas de ninguna forma razonable. Están muy preparados para el simple acto de la

inseminación, lo que normalmente tiene lugar fuera del nido. Mientras todavía viven en el nido y antes del apareamiento, los machos llevan una existencia más bien parásita, siendo cuidados por los miembros femeninos de la colonia.

La relación inversa entre sexo y evolución social se aclara aún más al realizarse estudios filogenéticos por todo el reino animal. Los vertebrados son universalmente sexuales en cuanto a forma de reproducción. Juzgando a partir de la reciente revisión de Uzzell (1970), los relativamente pocos casos de poblaciones partenogenéticas registrados en peces, anfibios y reptiles, son derivaciones locales que no llegan demasiado lejos por sí mismas. Y con la excepción del hombre, los vertebrados han formado sociedades sólo ruda y vagamente organizadas, en comparación con las de los insectos y otros invertebrados. El sexo es un tema constreñido sólo con dificultades a los vertebrados. Los lazos sexuales están constituidos por un proceso de cortejo típicamente marcado en sus estadios primarios por una mezcla de agresión y atracción. La monogamia, y sobre todo fuera de la época de celo, es la excepción. Los lazos progenitores-descendencia normalmente sólo duran hasta el período de destete, finalizando entonces con un período de conflicto. Los nexos sociales más allá de la inmediata familia están limitados en su mayoría a unos pocos grupos de mamíferos, como los cánidos y primates superiores, que poseen la suficiente inteligencia como para recordar detalladas relaciones, y por tanto, para formar alianzas y pandillas. Incluso éstas son relativamente inestables y en la mayor parte de especies, están mezcladas con elementos agresivos y de abierto autoservicio.

Las formas superiores de sociabilidad entre los invertebrados están basadas en la reproducción asexual. Los grupos filogenéticos poseedores de los más altos grados de diferenciación de castas, como esponjas, celentéreos, ectoproctos y tunicados, son también los que crean nuevos miembros de la colonia mediante gemación. Los insectos sociales se reproducen primariamente por medios sexuales, y las limitadas cantidades de conflictos que puedan darse dentro de las colonias pueden deberse a una diferenciación genética basada en la reproducción sexual. Los Hymenoptera, el orden en que una avanzada vida social se ha originado con más frecuencia, también se caracterizan por la haplodiploidía, una forma de determinación del sexo que hace que las hermanas estén más relacionadas genéticamente entre sí que los progenitores a la descendencia. De acuerdo con la teoría que prevalece (véase el capítulo 20), esta peculiaridad contribuye al hecho de que las castas obreras de las hormigas, abejas y avispas estén exclusivamente formadas por hembras. Así pues, la creciente sociabilidad de los insectos parece basarse en la moderación de las fuerzas compartidas de la sexualidad. En la totalidad de los invertebrados, la sociabilidad también está vagamente asociada con el hermafroditismo. Los grupos en que coexisten ambas condiciones incluyen a esponjas (Porifera), corales (Anthozoa), ectoproctos y tunicados sésiles. Sin embargo, hay unos pocos grupos coloniales que no son hermafroditas, al tiempo que muchos hermafroditas no son coloniales. (Una cuidadosa revisión general sobre el hermafroditismo, con una investigación de su valor adaptativo, la proporciona Ghiselin, 1969).

En resumen, la evolución social está constreñida y moldeada por la necesidad de la reproducción sexual, y no promovida por ella. El cortejo y los lazos sexuales son mecanismos para contrarrestar el antagonismo que surge automáticamente a partir de las diferencias genéticas inducidas por la reproducción sexual. Debido a que las fuerzas antagonistas son tan importantes como las promocionales, lo que queda de este capítulo presentará una revisión sistemática acerca de la actual teoría sobre la evolución del sexo y sus polifacéticas relaciones con el comportamiento social.

EL SIGNIFICADO DEL SEXO

La reproducción sexual es en todos los sentidos, una actividad biológica consumidora. Los órganos reproductivos tienden a ser de elaborada estructura, las actividades del cortejo largas y energéticamente caras, y los mecanismos de determinación genética del sexo, finamente armonizados y perturbables con facilidad. Además, un organismo que se reproduce sexualmente, recorta su inversión genética en la mitad por cada gameto. Si un huevo se desarrolla partenogenéticamente, todos los genes de la descendencia resultante serán idénticos a los de los progenitores. En la reproducción sexual sólo lo son la mitad de ellos; el organismo, en otras palabras, ha rechazado la mitad de su inversión. No hay ninguna razón intrínseca por la que los gametos no puedan desarrollar organismos de forma partenogenética en lugar de sexual, ahorrando así toda su inversión. Entonces, ¿por qué ha evolucionado el sexo?

Se ha aceptado siempre por parte de los biólogos que la ventaja de la reproducción sexual reside en la muy superior velocidad con que se consiguen nuevos genotipos. Durante la primera división meiótica, los cromosomas homólogos se enzarzan típicamente en el «crossover», durante el cual se intercambian segmentos de DNA y se crean nuevas combinaciones genotípicas. La división se concluye con la separación de los cromosomas homólogos en distintas células haploides, produciéndose una diversificación genética aún mayor. Cuando el gameto resultante se fusiona con una célula sexual de otro organismo, el resultado es un nuevo organismo diploide incluso más distinto que el gameto procedente del precursor gamético original. Cada paso peculiar de la gametogénesis y singamia sirve para aumentar la diversidad genética. Diversificación es adaptación; las poblaciones que se reproducen sexualmente es más probable que produzcan nuevas combinaciones genéticas mejor ajustadas a condiciones ambientales cambiantes que las asexuales. Las formas asexuales están permanentemente entregadas a sus combinaciones particulares, siendo más probable que lleguen a extinguirse al fluctuar el ambiente. Su marcha deja el campo libre a sus contrincantes sexuales, por lo que la reproducción sexual llega a ser mucho más frecuente.

Los medios precisos por los que se consigue esta adaptabilidad son menos conocidos. Se han propuesto dos hipótesis, denominadas por explicaciones a largo y corto plazo, respectivamente, por parte de Maynard Smith. La primera de ellas tomó forma en los escritos de August Weismann, R. A. Fischer y H. J. Muller, dándole expresión cuantitativa Crow y Kimura (1965). En esencia, dice que toda la población evoluciona con más rapidez al reproducirse sexualmente, y como resultado, prevalecerá sobre las demás poblaciones comparables asexuales.

Supongamos que dos mutaciones favorables, $a \rightarrow a'$ y $b \rightarrow b'$, se dan con frecuencias muy bajas en loci distintos. En poblaciones asexuales, la frecuencia con que se reúne la combinación más favorable, a'/b', resulta ser el producto de ambas tasas de mutación.

Debido a que las tasas son muy bajas, este suceso puede que nunca se diera. Sin embargo, en las poblaciones sexuales, la tasa de combinación es muy superior, pues a'/b' puede generarse no sólo por mutaciones coincidentes, sino también por el apareamiento de un individuo con a' y de otro con b'. Maynard Smith (1971) refinó el modelo de Crow-Kimura para demostrar que, si N es el tamaño de la población, l el número de loci en que son posibles las mutaciones favorables pero que aún no se han producido, y μ la tasa de mutación por locus, la reproducción sexual acelerará la evolución siempre y cuando $N > 1/10\mu$. También en el caso de poblaciones muy grandes, como del orden de 10^7 o más, la evolución en la población sexual se verá acelerada según l aproximadamente. El proceso es aún más rápido cuando dos poblaciones invaden un nuevo ambiente de forma simultánea, y se entrecruzan hasta combinar conjuntos de gametos notablemente distintos. La plausibilidad del argumento se ve mejorada por ésta última versión del modelo, que es más dinámica. Es bien sabido que las distribuciones de las especies seleccionadas por K están constantemente expandiéndose y retrayéndose, menos aquellas más conservadoras. Durante los períodos de expansión, puede esperarse que propágulos de las poblaciones vecinas se mezclen repetidamente. Si se entrecruzan, la descendencia constituirá el filo cortante en la evolución de la especie en su totalidad.

La alternativa, la «explicación inmediata», ha sido desarrollada de la forma más irresistible por G. C. Williams (1966a), como parte de su crítica sobre la teoría de la selección de grupo. De acuerdo con esta hipótesis, la reproducción sexual evoluciona debido a que permite a un determinado progenitor diversificar su propia descendencia, encontrando así cambios impredecibles en el ambiente enfrentados de una generación a la siguiente. Consideremos un organismo asexual que sea heterozigótico para un locus determinado, por ejemplo, para uno que posea el genotipo a/b. Es capaz de producir sólo descendencia a/b, y su eficacia depende así del ambiente favorable a este genotipo único. En contraste, un organismo sexual a/b que se cruce con otro a/b podrá generar tres genotipos en su descendencia: a/a, a/b y b/b. El linaje sexual tiene mejores ocasiones de enfrentarse a las contingencias que el asexual. Si, por ejemplo, el ambiente cambia hasta permitir que sólo sobreviva b/b, la línea sexual persistirá, mientras que la asexual se extinguirá. Esta hipótesis está de acuerdo con las peculiaridades del ciclo vital de los organismos que experimentan alternancia de generaciones. Existen muchos tipos de animales, como las hidras de agua dulce y los áfidos, que se reproducen asexualmente cuando llega el momento propicio para un rápido crecimiento local de la población. Esta es la parte del ciclo vital en que la organización social es más probable que aparezca. Pero a medida que se deteriora el medio ambiente, o un cambio en el fotoperíodo presagia la proximidad del invierno, los animales viran hacia una reproducción sexual seguida de dispersión y enquistamiento, o de alguna otra forma de letargo. En otros términos, la fase sexual del ciclo vital dispersa a los organismos, los diversifica genéticamente, y los prepara fisiológicamente para las épocas difíciles (véase a Bonner, 1965).

Maynard Smith ha debilitado la credibilidad de la hipótesis de la explicación inmediata de alguna manera, demostrando que, en orden a favorecer la evolución de la reproducción sexual, en oposición a la que no lo es, el ambiente debe ser impredecible en base a una generación a otra. Esto significa que variaciones biológicamente potentes, como temperatura, humedad, insolación, etc., deben cambiar sus señales con frecuencia. Sólo bajo esta condición serán favorecidas las nuevas combinaciones de genes, y los procesos sexuales que las crean, con la suficiente intensidad como para conferir más eficacia biológica a nivel de individuo, en oposición al nivel de grupo. Maynard Smith interpreta tales fluctuaciones rápidas de la señal como un caso extremo, improbable. Es verdaderamente extremo, pero puede que no sea improbable. Los rasgos ambientales de importancia principal son lo bastante numerosos, y fluctúan con la suficiente rapidez y pueden correlacionarse con la suficiente pobreza, como para crear las condiciones necesarias en una mayoría de especies. En esta primera oportunidad en el desarrollo de la teoría debería hacerse mención de que las explicaciones inmediatas y a largo plazo del origen de la sexualidad, no son incompatibles. El peso relativo de sus influencias es probable que varíe de acuerdo con la predecibilidad del ambiente y ciertas características de la población en las especies en evolución. La sexualidad se verá favorecida por una menor autocorrelación de las condiciones ambientales, por una acción más intensa de la selección natural, y por menores tasas de mutación, así como por tasas mayores de dispersión, dentro de la población. Claramente, las biologías de la mayor parte de tipos de organismos, desde bacterias hasta elefantes, se ven envueltas por estas variables que favorecen la reproducción sexual (Williams y Mitton, 1973). Lo que varía, y es importante para la Sociobiología, es la intensidad del proceso, medida por el grado de cruzamiento entre razas distintas, la cantidad de dispersión antes y después de la reproducción, y también el tiempo dedicado a la reproducción sexual. Cada parámetro puede considerarse como una adaptación en sí mismo, el cual nunca está demasiado alejado de la directa influencia del ambiente.

EVOLUCIÓN DE LA TASA SEXUAL

¿Por qué existen, por lo común, justamente dos sexos? La respuesta parece ser que dos bastan para generar un potencial máximo de recombinación genética, pues virtualmente todo individuo sano es seguro que podrá aparearse con un miembro del otro sexo (o sea, del «opuesto»). ¿Y por qué estos dos sexos son anatómicamente distintos? Por supuesto, en muchos microorganismos, hongos y algas, no lo son; se producen gametos en apariencia idénticos (isogamia). Pero en la mayor parte de organismos, incluyendo virtualmente a todos los animales, la regla es la anisogamia. Además, la diferencia es por lo común intensa; un gameto, el huevo, es relativamente muy grande y sésil; el otro, el esperma, es pequeño y móvil. La base adaptativa de la diferenciación es la división del trabajo, que mejora la eficacia individual. El huevo posee la yema requerida para llevar al embrión hasta un avanzado estado de desarrollo. Debido a que esto representa un considerable gasto energético por parte de la madre, el embrión es a menudo secuestrado y protegido, y en ocasiones los cuidados se extienden hasta más allá del período postnatal. Este es el motivo por el que el cuidado paterno es normalmente proporcionado por la hembra, y que la mayoría de sociedades animales sean matriarcales. El espermatozoo está especializado en la búsqueda del huevo, y hasta este momento está desguarnecido y reducido a una envoltura proteica mínima del DNA y potenciado por un flagelo locomotor. Scudo (1967), basándose por completo en el análisis del papel de búsqueda del esperma, concluyó que la anisogamia debe estar desarrollada hasta un elevado grado, antes de que sus ventajas rebasaran a las del ancestral estadio de isogamia.

También es provechoso para los progenitores el producir iguales números de descendientes pertenecientes a cada sexo. Mecanismos tales como el XY y el XO de determinación del sexo (donde X e Y representan a los cromosomas sexuales y O denota la ausencia de cromosoma), no deben considerarse como algún resultado inevitable de la mecánica cromosómica, sino como mecanismos especializados favorecidos por la selección natural, pues generan tasas sexuales de 50/50 con un mínimo de complicación. El proceso evolutivo pensado para explicar la tasa de 50/50 fue modelado por primera vez por R. A. Fischer (1930). De la forma más sencilla, el «principio de Fischer» puede establecerse como sigue. Si las aves macho de una población son menos frecuentes que las hembras, cada macho tiene más oportunidades de aparearse que cada hembra. Siendo igual todo lo demás, el macho es más probable que halle múltiples parejas. De ahí se infiere que los progenitores genéticamente predispuestos a producir una proporción superior de machos tendrán, en última instancia más nietos. Pero la tendencia es de autosacrificio en la población como un todo, pues la ventaja se perderá a medida que los genes producidos por el macho se esparzan y los machos lleguen a ser más comunes. Como resultado, la tasa sexual convergirá hacia 50/50. Hay un argumento exactamente simétrico con referencia a la producción de hembras. Autores posteriores, sobre todo MacArthur (1965), Hamilton (1967) y Leigh (1970), han afinado y extendido este modelo hasta el punto en que puede establecerse lo siguiente de forma más precisa. Idealmente, un padre no producirá *números* iguales de cada sexo; producirá iguales *inversiones* en ellos. Si un sexo es más costoso que el otro, el padre debería producir una proporción correspondiente menor de descendencia perteneciente a él. Ordinariamente, el costo puede estimarse según las cantidades de energía invertidas. Así pues, si una hembra recién nacida pesa el doble que la media masculina, y después no se realiza ninguna inversión parental de más, la tasa sexual óptima en el nacimiento debería ser, en las proximidades, de 2 hembras/1 macho. Es posible que una estimación incluso más precisa que la inversión energética sea el esfuerzo reproductor, que es la disminución del futuro potencial reproductor como consecuencia del esfuerzo actual (véase el capítulo 4). Cuando se añade el cuidado parental, deben añadirse las diferencias en la cantidad de cuidado dedicado a ambos sexos a la parte deficitaria. Si una hija, por ejemplo, cuesta dos veces más de subir que un hijo, la representación óptima de hembras entre la descendencia deberá reducirse a la mitad. Una vez finalizados los cuidados parentales, una mortalidad diferencial entre los sexos no tiene efectos sobre la tasa sexual óptima.

Pueden intervenir otras presiones de selección para alejar a la tasa de la paridad numérica. Las especies parásitas que fundan poblaciones con pequeño número de hembras inseminadas no están limitadas por el principio de Fischer (Hamilton, 1967). Debido a que un gran porcentaje de los apareamientos se dan entre hermanos, muchos de los machos que buscan pareja estarán en competición con otros que comparten genes determinantes del sexo por descendencia común. En el estilo de vida parásito, es ventajoso producir tantas hembras inseminadas como sea posible, incluso a expensas de desequilibrar la tasa sexual inicial a favor de los machos. Esta ventaja contrarrestará el trabajo de selección para restaurar la representación masculina a la paridad, ya que el efecto Fischer se ve debilitado por la endogamia. Hamilton probó que bajo tales condiciones, la «imbatible» tasa sexual será $(n - 1)/kn$, donde k es 1 ó 2, según el modo de heredabilidad del sexo, mientras que n es el número de hembras fundadoras de la población. (Las tasas sexuales se dan, convencionalmente, como macho a hembra.) Cuando $n = 1$, el conjunto ideal sería aquel formado por todo hembras, pero la solución práctica es tanto el ginandromorfismo como la producción de un solo macho capaz de fertilizar a todas sus hermanas. Los himenópteros parásitos parece que han solucionado este problema mediante la haplodiploidía, en la cual los machos son originados a partir de huevos no fertilizados, mientras que las hembras de los fertilizados. Una hembra tiene la capacidad de controlar el sexo de cada descendencia simplemente «eligiendo» el liberar esperma de su espermateca, u órgano de almacenamiento de esperma, justamente antes de ponerlo. Este control es usado por algunas especies de himenópteros para proporcionar otras tasas sexua-

les apropiadas a circunstancias especiales. Las abejas, avispas y hormigas sociales, de ordinario sólo producen machos antes de la época de apareamiento, volviendo a las descendencias formadas sólo por hembras durante el resto del año. Una forma común observada en las avispas parásitas, es la producción de descendencias formadas sólo por machos en huéspedes pequeños o jóvenes, y una creciente proporción de hembras en los huéspedes capaces de soportar una biomasa mayor (Flanders, 1956; van den Assem, 1971).

Con el control fisiológico de la determinación del sexo en los insectos, tan prominentemente desarrollado, no debiera descartarse la posibilidad de que también se dé, al menos con una extensión limitada, en los vertebrados. Trivers y Willard (1973) han elaborado un ingenioso argumento para revelar las peculiaridades que pueden esperarse de semejante distorsión adaptativa de la tasa sexual. Sus razonamientos se suceden silogísticamente de la siguiente manera:

1. En muchas especies de vertebrados, los machos grandes y saludables se aparean con una frecuencia desproporcionadamente elevada, mientras que muchos de los menores y débiles no lo hacen en absoluto. Casi todas las hembras se aparean con éxito.
2. Las hembras en mejores condiciones físicas producen las crías más saludables, y esta descendencia tiende a crecer hasta convertirse en los adultos mayores y más saludables.
3. No obstante, las hembras deberían producir una superior proporción de machos cuanto más sanas estuvieran, pues esta descendencia se reproducirá con mayor éxito, produciendo un número máximo de nietos. A medida que declina la condición de las hembras, deberían abocarse cada vez más a la producción de hijas, pues esto significaría ahora la inversión más segura.

Las dos primeras proposiciones han sido documentadas en ratas, ovejas y seres humanos. La sorprendente conclusión del argumento (n.º 3) también está de acuerdo con la evidencia. Proporciona una nueva explicación para algunos datos previamente carentes de ella procedentes de cerdos, ovejas, visones, venados, focas y seres humanos. Por ejemplo, en venados y seres humanos, las condiciones ambientales adversas para las hembras preñadas están asociadas con una tasa sexual reducida, estando favorecido el nacimiento de hijas. El mecanismo más probable es la mortalidad diferencial de los jóvenes en el útero. Se sabe que la tensión induce una superior mortalidad de los fetos masculinos en algunos mamíferos, especialmente durante los primeros estadios de la gravidez. La causa última de la mortalidad pudiera ser la selección natural, de acuerdo con el principio de Trivers-Willard.

En unas pocas especies animales, las tasas se hallan estabilizadas por la capacidad de los individuos para cambiar el sexo en respuesta al sexo o al status social de los demás. Los peces de las familias Labridae, Scaridae y Serranidae son capaces de cambiar el sexo en cualquier dirección, y en algunos casos pueden hacerlo en uno y otro sentido repetidamente, de acuerdo con los cambios correspondientes de sus compañeros. Así pues, los compañeros literalmente intercambian el sexo con cada uno de los demás. Por extraño que pueda parecer, es por el momento la forma más espectacular de adaptación. Los grupos sociales del lábrido tropical del Pacífico *Labroides dimidiatus* están formados por un macho y un harén de hembras que ocupan un territorio común. El primero suprime la tendencia de las hembras a cambiar el sexo dominándolas de forma agresiva. Cuando muere, la hembra dominante en el grupo cambia inmediatamente su sexo y se convierte en el nuevo amo del harén (Robertson, 1972).

Al considerar las sutilidades de la inversión parental, podrían subestimarse otros papeles igualmente importantes de otros procesos demográficos en la determinación de las tasas sexuales. La tasa sexual adulta es de hecho el producto de tres cantidades: tasa de natalidad, diferencia entre tiempos de maduración de machos y hembras y mortalidad diferencial. Las tres, y no la tasa sexual inicial, puede esperarse que sean funciones de la selección sexual (Trivers, 1972). La maduración y mortalidad diferenciales debieran contarse entre los resultados del sistema social y no como variables independientes que lo afectaran.

SELECCIÓN SEXUAL

La cuestión final en nuestras series básicas acerca de la naturaleza del sexo es: ¿Por qué los sexos difieren tanto? Los rasgos de interés son las características sexuales secundarias, que se dan además de las diferencias puramente funcionales de las gónadas y órganos reproductores. Los machos de muchas especies son mayores, de apariencia más ostentosa, y más agresivos que las hembras. A menudo, ambos sexos difieren tanto que parecen pertenecer a especies distintas. Entre las hormigas y los miembros de familias de aculeados tales como Mutillidae, Rhopalosomatidae y Thynnidae, machos y hembras tienen una apariencia tan espectacularmente distinta, que sólo pueden asignarse a la misma especie al descubrirlos *in copula*. No obstante, taxónomos experimentados se han equivocado hasta el punto de situarlos en géneros separados, e incluso familias. El caso extremo en los vertebrados se encuentra en cuatro familias de peces planos que habitan los mares a gran profundidad (Ceratiidae, Caulophrynidae, Linophrynidae y Neoceratidae), en que los machos están reducidos a apéndices parásitos unidos a los cuerpos de las hembras.

Parte de la solución al misterio de la divergencia sexual la proporcionó Charles Darwin en su concepto de la *selección sexual*, desarrollado con extensión por primera vez en *The Descendent of Man and Selection in Relation to Sex* (1871). De acuerdo con Darwin, la selección sexual es un proceso especial que modela los mecanismos anatómicos, fisiológicos y de comportamiento que tienen lugar poco antes o al mismo tiempo que el apareamiento, y son útiles en el proceso de obtener pareja. Excluyó la selección que conduce a la evolución de rasgos reproductivos primarios, como la forma de las gónadas mascu-

linas o el comportamiento ovipositor de las hembras. Darwin razonó que la competición por las parejas entre los miembros de un sexo conduce a la evolución de rasgos peculiares a aquel sexo. Se consideraron dos procesos de igual importancia en la competición. Son, según la fraseología de Julian Huxley (1938), la *selección epigámica,* que consiste en las elecciones realizadas entre machos y hembras y la *selección intrasexual,* que comprende las interacciones entre machos o, con menos frecuencia, entre hembras. Usando las palabras de Darwin, la distinción está entre «el poder de atracción de las hembras» y el «poder de conquista de otros machos que luchan». En 1859, cuando fue el primero en utilizar la expresión «selección sexual», Darwin la afrontó como básicamente distinta de la mayoría de formas de selección natural, pues el resultado no es la vida o la muerte, sino la producción o no de descendencia.

La selección epigámica pura no es fácil de documentar en el campo. Las ostentaciones de las aves macho están ordinariamente dirigidas hacia machos y hembras por igual, y la selección sexual está basada tanto en la exclusión territorial de machos rivales, como en la competencia por la atención de las potenciales parejas. La selección epigámica pura debida a la agresión entre machos, puede observarse durante los rituales de cortejo del combatiente *Philomachus pugnax,* un ave europea de deltas y marismas. Los machos son muy variables en cuanto a color y se despliegan frenéticamente en territorios individuales agrupados estrechamente en un área comunal (véase la figura 15-1). Los rivales dan carreras cortas con sus collarines y alas extendidas, mientras se estremecen. Algunas veces se paran tocando con sus vientres el suelo o hacen vibrar todo su cuerpo. Las hembras vagan en solitario o en grupos de un territorio a otro, dando a entender sus deseos de aparearse agachándose. La posesión de un territorio no es esencial en todos los casos. Se han observado hembras siguiendo a machos satélite cuando vagaban del territorio de un macho dominante a otro (Hogan-Warburg, 1966). También se da una auténtica selección epigámica en *Drosophila.* El mutante *yellow* de *D. melanogaster* se caracteriza no sólo por una alteración en el color del cuerpo de la que toma el nombre (yellow = amarillo), sino también por sutiles alteraciones en la actividad de cortejo de los machos. Un paso en el cortejo es la vibración de las alas, ritualizado movimiento de vuelo que es percibido por las antenas de la hembra. Los accesos vibratorios de los machos yellow son de menor duración y están más espaciados que los de los genotipos normales, siendo menos eficaces en obtener respuesta apropiada por parte de la hembra (Bastock, 1956). Maynard Smith (1956) obtuvo un resultado similar al comparar las actuaciones de los machos de *D. subobscura* pertenecientes a líneas endogámicas y a líneas que se cruzaban con otras. Un macho típico de estos últimos mostraba «cualidades atléticas» superiores al mantener contacto con la hembra, intentando obtener las respuestas apropiadas de ella. Los movimientos necesarios durante este intercambio son difíciles de ejecutar. El macho primero golpea la cabeza de la hembra con sus patas anteriores, moviéndose entonces alrededor para aproximarse de frente mientras extiende su trompetilla. La hembra se mueve de lado, hacia adelante y atrás, con rapidez, y el macho debe mantener su posición frente a ella. Los machos que se reproducen entre otras líneas simplemente muestran un vigor y destreza superiores en la ejecución de estas maniobras. La heredabilidad en virtualmente todas las componentes del comportamiento de apareamiento, ya han sido documentadas en *Drosophila,* y es muy fácil demostrar las diferencias en la ejecución del apareamiento entre linajes (Kessler, 1966; Petit y Ehrman, 1969).

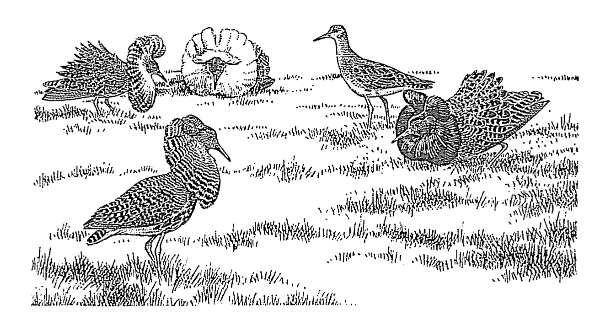


Figura 15-1

Ostentación epigámica competitiva del combatiente Philomachus pugnax. *Los machos ocupan pequeños territorios y ostentan ante las hembras vagando a través de ellas. Esta es la única especie de ave en que se produce una variación individual del plumaje tan marcada. (De Lack, 1968.)*

La competición epigámica puede basarse en otros criterios que no sean la ostentación y la destreza atlética durante el cortejo. El apareamiento desordenado puede tener el mismo efecto. A medida que declinan las frecuencias de ciertos genes, sus propietarios llegan a ser más favorecidos. Si existe una frecuencia por debajo de la cual los genotipos más raros tienen más éxito en el apareamiento, se alcanza un estado de polimorfismo genético balanceado. El fenómeno ha sido extensivamente documentado en *Drosophila* (Petit y Ehrman, 1969), hasta el punto de que ahora parece ser general, aunque no universal, dentro del género. En la figura 15-2 puede observarse un ejemplo especialmente interesante de *D. melanogaster.* La curva de selección en forma de U del mutante *white* (blanco), que pasa por debajo de la paridad cerca del centro, establece dos frecuencias de equilibrio. Cuando la frecuencia inicial de los machos *white* es menor del 80 %, la frecuencia tenderá a moverse hacia un equilibrio estable del 40 %. Si la frecuencia inicial es de aproximadamente el 80 %, los machos *white* tenderán a aumentar aún más en el camino hacia la fijación. En las poblaciones de laboratorio, funcionan otras presiones selectivas aparte de la competición epigámica en los mutantes *white,* no alcanzándose la fijación.

La selección sexual no necesita basarse en la poligamia.

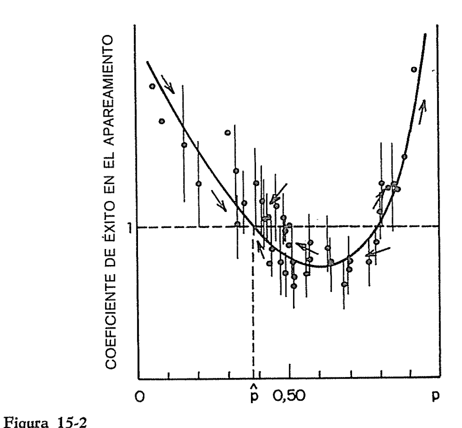


Figura 15-2

Selección sexual dependiente de la frecuencia en Drosophila melanogaster. *El éxito en el apareamiento del mutante* blanco *(que causa el color blanco en los ojos), es comparado como una función de la frecuencia de los machos* blancos *en la población masculina. Cuando el coeficiente de éxito en el apareamiento es de 1, los machos* blancos *y los normales presentan el mismo éxito; cuando es superior a 1, los* blancos *tienen más éxito, y cuando es inferior a 1, menos. Cuando la frecuencia machos* blancos *empieza por debajo del 80 %, tiende a buscar el equilibrio en el 40 %. De ser superior al 80, el gen* blanco *aumenta todavía más. (Modificación de Petit y Ehrman, 1969.)*

Darwin (1871) imaginó un proceso que puede basarse igualmente bien en los apareamientos monogámicos:

> Vamos a tomar cualquier especie, un ave por ejemplo, y a dividir las hembras que habitan una zona en dos cuerpos iguales, estando formado uno por los individuos más vigorosos y mejor alimentados, y el otro por los menos vigorosos y saludables. El primero, y pueden existir pocas dudas, estará dispuesto a reproducirse en primavera antes que los demás. Tampoco habrá duda alguna de que los más vigorosos, mejor alimentados y primeros en reproducirse, por término medio tendrán éxito en criar una descendencia más numerosa y mejor. Los machos, como hemos visto, están generalmente prestos a reproducirse antes que las hembras; los más fuertes, y en algunas especies los mejor armados de los machos, expulsan a los más débiles; y los primeros debieran entonces unirse con las hembras más vigorosas y mejor alimentadas, pues son los primeros en reproducirse. Estas parejas tan vigorosas deberían criar un mayor número de descendientes que las hembras retrasadas, que serían compelidas a unirse a los machos conquistados y menos poderosos, suponiendo que los sexos fueran numéricamente iguales; y esto es todo lo que hace falta para aumentar el tamaño, fuerza y valor de los machos, en el transcurso de generaciones sucesivas, o para mejorar sus medios de defensa.

En resumen, las hembras tenderán a seleccionar a los machos en base a la época de celo, con unos primeros momentos que están correlacionados con una mayor eficacia en ambos sexos. Lack (1968) criticó el modelo con el argumento de que la época de celo está determinada en última instancia por la disponibilidad de alimento. Pero la crítica no es relevante. Mediante un modelo formal, O'Donald (1972) demostró que a medida que exista una correlación entre la época de celo y la eficacia, las hembras tenderán a evolucionar hacia el apareamiento en el momento en que se hallen activos los machos más vigorosos. Bajo algunas circunstancias la evolución avanzará con rapidez, incluso cuando la eficacia intrínseca de las hembras no varíe con la época de celo. La intensidad de la selección es notablemente dependiente de la frecuencia. Cuando una fracción suficientemente pequeña de hembras ejerce una elección en la época de celo, los machos superiores gozan en primer lugar de muchas ventajas, pero éstas pronto disminuyen hasta cerca de cero. Cuando el número de hembras que eligen es elevado, el genotipo superior se extiende con rapidez, como lo sugiere la intuición. En cualquier caso, la duración media de la época de celo en ambos sexos eventualmente evolucionará hacia el óptimo ambiental, de lo que la primera sesión de Darwin es un caso especial.

Las ostentaciones puramente epigámicas pueden considerarse como un enfrentamiento entre el arte de vender y la resistencia del comprador. El sexo que corteja, ordinariamente el masculino, planea invertir un esfuerzo reproductivo menor en la descendencia. Lo que ofrece a la hembra es la evidencia de que es totalmente normal y fisiológicamente eficaz. Pero esta garantía consiste sólo en una breve ejecución, por lo que existen fuertes presiones selectivas para los individuos menos eficaces para presentar una falsa imagen. El sexo cortejado, normalmente el femenino, hallará muy ventajoso el distinguir al auténticamente eficaz del que sólo lo pretende. En consecuencia, habrá una fuerte tendencia del sexo cortejado a desarrollar timidez. O sea, las respuestas serán dudosas y cautas de forma que provoquen más ostentaciones y hagan más fácil una correcta discriminación.

En la selección intrasexual, basada en la exclusión agresiva entre los miembros del sexo que corteja, la cuestión se establece de una forma más directa. Un miembro del sexo pasivo simplemente escoge al ganador, o para ser más realistas, elige de entre un grupo de ganadores que representan un pequeño subconjunto de las parejas potenciales. Escogiendo a un ganador, el individuo no sólo adquiere un compañero más vigoroso, sino que comparte los recursos que él guarda. La última consideración puede contrarrestarse. Los machos del chochín *Telmatodytes palustris* intentan demarcar territorios en lugares poblados de espadaña, que proporcionan la más rica variedad de invertebrados de los que estas aves se alimentan. Allí construyen tantos nidos y atraen a tantas hembras como les sea posible. Competentes evidencias indirectas compiladas por Verner y Engelsen (1970) sugieren que las hembras eligen los territorios de acuerdo con la riqueza de alimento, y que de alguna forma son capaces de reconocer esta cualidad independientemente de las ostentaciones de los machos. Cuanto

más rico es el territorio, más fácil es para el macho asegurarse el sustento, así como será superior el tiempo de construir y mantener los nidos. Verner y Engelsen creen que el número de nidos visibles sirve de índice primario visual.

Cuando los recursos no forman parte del pacto, el conflicto intrasexual evoluciona a menudo hacia la adquisición de un estilo e intensidad impresionantes, incluso a los ojos de los más arduos observadores humanos. Urogallos, lagópodos y la mayor parte de otras aves pertenecientes a los tetraónidos, son altamente polígamas. Los machos compiten en territorios comunales de ostentación, de los que sólo una pequeña fracción consigue inseminar a las hembras. Los jóvenes son exclusivamente criados por las hembras en áreas apartadas de los terrenos de ostentación. En consecuencia, para el macho todo gira en torno a las ostentaciones en los territorios. A continuación exponemos la descripción de John W. Scott sobre las luchas entre machos de *Pedioecetes phasianellus* en la pradera (Scott, 1950).

La dominación está primariamente determinada por viciosas peleas entre los machos. Las alas y los picos son utilizados en rápidos intercambios de golpes, demasiado veloces para ser vistos. A menudo se arrancan las plumas. Las batallas empiezan de improviso y se prolongan por espacio de segundos sin pausa alguna. A veces, después de un breve descanso, la lucha prosigue tan encarnizada como siempre. Al cabo de dos o tres asaltos como éste, uno de los machos abandona, da media vuelta y escapa tan rápidamente como le sea posible, perseguido por el ganador, quien sigue picoteándolo incluso en la fuga. He visto estas persecuciones extendiéndose a lo largo de 30 m o más. En estos momentos, otros machos pueden unirse a la persecución hasta fuera de la zona, mientras el vencedor vuelve a su locación aceptada. También se produce una especie de lucha pandillera cuando el macho jefe intenta aparearse. Al montar a la hembra, siempre es atacado por uno, dos o más. La cosa es tan rápida que, antes de que pueda efectuar una rápida cópula, es fuertemente golpeado, y en ocasiones desplazado. A continuación se produce una corta pelea que usualmente termina marchándose el macho atacante a una distancia segura.

El machismo desenfrenado también ha evolucionado en algunos insectos con similares formas de apareamiento. Las astas de los machos de escarabajo rinoceronte y especies relacionadas, y las mandíbulas de los machos de ciervo volante, se cuentan entre las armas usadas. Beebe (1947) ha descrito las peleas entre escarabajos hércules *(Dynastes hercules)*, un miembro gigante de los Scarabaeidae procedente del sur de América (véase la figura 15-3). La batalla sigue una secuencia altamente predecible desde el momento en que se inicia:

Los cuernos entrechocan, se abren y cierran, siendo el motivo de esta fase el apresar los cuernos del oponente. Cuando los cuatro cuernos están reunidos, no puede producirse la muerte. Entonces, toda la fuerza se dirige hacia los apretones, con el deseo aparente de aplastar y lesionar alguna parte de la cabeza o el tórax... Una y otra vez, ambos contendientes se alejan, liberando sus armas, y acometiéndose de nuevo. Cuando se asegura una favorable presión alrededor de los cuernos del otro, se inicia un nuevo esfuerzo ejercido con todas las fuerzas posibles. Esto representa una serie de movimientos laterales, ya sean a derecha o izquierda, con el intento de apresar el tórax lo más cerca posible del abdomen, y si es posible, en los élitros medios. Además, si la presa se confina primeramente a los extremos curvos de los cuernos, la variación debe darse hacia adelante, por lo que el asimiento final hace entrar en juego los dos conjuntos opuestos de dientes de los cuernos. Una vez que se obtiene esta presión y se asegura un fuerte abrazo, el escarabajo se levanta hasta conseguir una increíble postura vertical. Y en el cénit de esta postura, descansa sobre el extremo del abdomen y los tarsos de las patas traseras, agitando las restantes cuatro patas en el aire, con el oponente mantenido al lado, pataleando de forma impotente. Esta postura se mantiene desde dos hasta ocho segundos, momento en que la víctima es arrojada con violencia, acarreada en alguna dirección indefinida hasta alguna distancia indeterminada, al final de la cual tendrá lugar el golpe contra el suelo. Después de este clímax, si el escarabajo caído no es herido ni vuelto de espaldas, puede renovar la batalla o más normalmente, escapar.

Las ostentaciones de las especies que muestran una extrema selección intrasexual, están dirigidas tanto hacia la atracción de las hembras como a la intimidación de otros machos. Las ostentaciones precopuladoras no se presentan o son cortas. El macho del escarabajo hércules, por ejemplo, evidentemente no se enzarza en ninguno de ellas. Ocasionalmente agarra a una hembra y la transporta sin propósito alguno durante un corto trecho, pero el significado del comportamiento es desconocido. Durante tanto el transporte como la cópula, la hembra permanece pasiva en apariencia.

Las preocupaciones por los ejemplos más dramáticos en los vertebrados conducen a la impresión de que la competición intrasexual es exclusivamente precopulatoria en el tiempo, finalizando con el acto de la inseminación. Pero, como sugiere la clasificación de las formas de selección sexual de la tabla 15-1, existen numerosos mecanismos postcopulatorios, algunos de los cuales son refinados e ingeniosos en la naturaleza. Los ratones macho son capaces de inducir el efecto Bruce: en presencia de una hembra preñada, sólo su olor basta para causar el aborto y llegar a convertirse en disponibles para la inseminación de nuevo. Los machos nómadas de langur rutinariamente matan a todas las crías de una tropa después de haber expulsado a los machos residentes; los usurpadores inseminan entonces con rapidez a las hembras. Una similar forma de infanticidio es la perpetrada por los leones machos. Con mucho, la mayor diversidad de técnicas postcopulatorias se da en los insectos (Parker, 1970a). La razón de esta peculiaridad filogenética parece simple. Los insectos hembra generalmente necesitan fertilizar una gran cantidad de huevos, a menudo durante un prolongado período; al mismo tiempo, deben economizar el esperma transportado en su espermateca. En el caso extremo ejemplificado por las avispas, abejas, y hormigas parásitas, y al menos algunas *Drosophilas,* los espermatozoos son depositados uno sobre cada huevo. En consecuencia, los machos aún hallan algún provecho en intentar inseminar a las hembras que ya se han apareado. Su esperma puede desplazar al menos en parte, al insertado por sus predecesores. En las langostas *Paratettix texanus,* escarabajo del trigo *Tribolium castaneum, Drosophila,* y otros pocos insectos, el último macho en apa-

rearse satisfactoriamente es a menudo el que obtiene la mayor parte de la descendencia, pues sus espermatozoides se concentran en la entrada del receptáculo espermático de la hembra.

El desafío que significa el desplazamiento del esperma ha provocado la evolución de una serie de medidas contrarias que son las que constituyen gran parte de la lista de mecanismos de la tabla 15-1. Los taponamientos del apareamiento, comúnmente añadidos al tracto genital femenino debido a la coagulación de las secreciones procedentes de las glándulas accesorias masculinas, se dan en una amplia variedad de grupos de insectos. Algunos autores han concluido que los tapones sirven ampliamente para prevenir la fuga del esperma, pero al menos en algunos lepidópteros y ditíscidos de los géneros *Dytiscus* y *Cybister*, la principal función parece ser la de impedir apareamientos posteriores. También, el bloqueo espermático competitivo no ha sido reglamentado como una función secundaria en la gran mayoría de casos restantes. En una especie extraordinaria, *Johannseniella nitida*, el cuerpo del macho sirve de tapón. Después de la cópula, la hembra devora a su pareja, dejando sus genitales aún unidos. Los taponamientos copuladores también se dan en algunos mamíferos, incluyendo a marsupiales, murciélagos, puercoespines y ratas. La coagulación del fluido seminal está inducida por el enzima vesiculasa, que en los roedores es segregado por la «glándula coagulante», adyacente a la vesícula seminal (Mann, 1964). Una vez más, el papel del tapón es tradicionalmente considerado como una precaución contra la pérdida de esperma, pero la prevención contra inseminaciones adicionales sigue siendo una hipótesis igualmente viable.

Durante la cópula, el macho puede transmitir sustancias que reduzcan la receptividad femenina. Craig (1967) ha postulado que una feromona que él denomina «matrona», la segrega la glándula accesoria del mosquito perteneciente al género *Aedes*. Un agente similar es producido por el macho de la mosca doméstica *(Musca domestica)* a partir de células secretoras que siguen el tracto eyaculador masculino (Rieman y col., 1967). Un medio incluso más efectivo de impedir el desplazamiento espermático es una cópula prolongada. Los machos de mosca doméstica permanecen *in copula* más o menos una hora a pesar del hecho de que virtualmente todo el esperma es transferido durante los primeros 15 minutos. La adhesión masculina va en su contra de otra forma, sin embargo, pues pierde un tiempo valioso durante el que podrían ser inseminadas otras hembras. El apareamiento es una actividad altamente competitiva en ésta y en la mayoría de las otras clases de moscas. Se han informado casos incluso más extremos de cópula prolongada en otros insectos. Las moscas del género *Cylindrotoma* y las polillas, comúnmente copulan durante todo un día. Los insectos machos generalmente impiden los intentos de desalojarlos permaneciendo fuertemente unidos. Los genitales externos de grupos tales como polillas, abejas y moscas, son complejos en estructura, estando dotados de cuernos, espinas y garfios. Constituyen algunas de las más notables características usadas por los taxónomos para distinguir las especies. O. W. Richards (1927b) fue el primero en sugerir que estos mecanismos pudieran haber evolucionado a través la selección intrasexual, para prevenir la expulsión por parte de los rivales durante la cópula.

Parker (1970a, b) ha distinguido una «fase pasiva» en el cortejo de muchas especies de insectos, durante la cual el macho se une físicamente a la hembra por períodos más o menos prolongados de tiempo, sin que haya contacto sexual. La unión, que de acuerdo con las especies se produce antes o después de cópula, impide que los rivales puedan montar a la hembra. La posición en tándem de las libélulas es el ejemplo más familiar. El macho se mantiene sobre el abdomen de la hembra, y ambos vuelan juntos mientras que ésta última deposita los huevos sobre la superficie del agua. La estratagema no sólo es provechosa para el macho. La hembra debe poner los huevos en áreas normalmente dominadas por los machos territoriales que intentan apoderarse de ella al verla; si no volara en tándem, sus intentos de depositar los huevos se verían continuamente interrumpidos por inútiles aproximaciones sexuales. Los machos de la mosca del estiércol *Scatophaga stercoraria* no sólo van detrás de la hembra durante la fase pasiva, sino que luchan con los rivales intrusos. Sus maniobras son estereotipadas y diestras como si se tratase de un ejercicio de jiu-jitsu (véase la figura 15-4). Pueden emplearse formas similares de defensa

Tabla 15-1

Sistemas de selección sexual.

I. Selección epigámica
   A. *Basada en elecciones realizadas entre compañeros cortejadores*
      1. La elección entre los distintos tipos de pretendientes depende de sus frecuencias relativas
      2. La elección no depende de la frecuencia
   B. *Basada en diferencias en la época de reproducción: los pretendientes superiores se ofrecen a reproducirse más en ciertos momentos que en otros*

II. Selección intrasexual
   C. *Competencia precopuladora*
      1. Distinta capacidad para hallar parejas
      2. Exclusión territorial
      3. Dominación dentro de grupos sociales permanentes
      4. Dominación durante las ostentaciones de cortejo del grupo
   D. *Competencia postcopuladora*
      1. Desplazamiento del esperma
      2. Inducción del aborto y reinseminación por parte del pretendiente vencedor
      3. Infanticidio de la prole del perdedor y reinseminación por parte del pretendiente vencedor
      4. Tapones para el apareamiento y repelentes
      5. Cópula prolongada
      6. En la «fase pasiva» del cortejo, el pretendiente permanece unido a la compañera durante un período de tiempo anterior o posterior a la cópula
      7. El pretendiente guarda a la compañera, pero sin contacto físico
      8. La pareja abandona las proximidades de pretendientes competidores

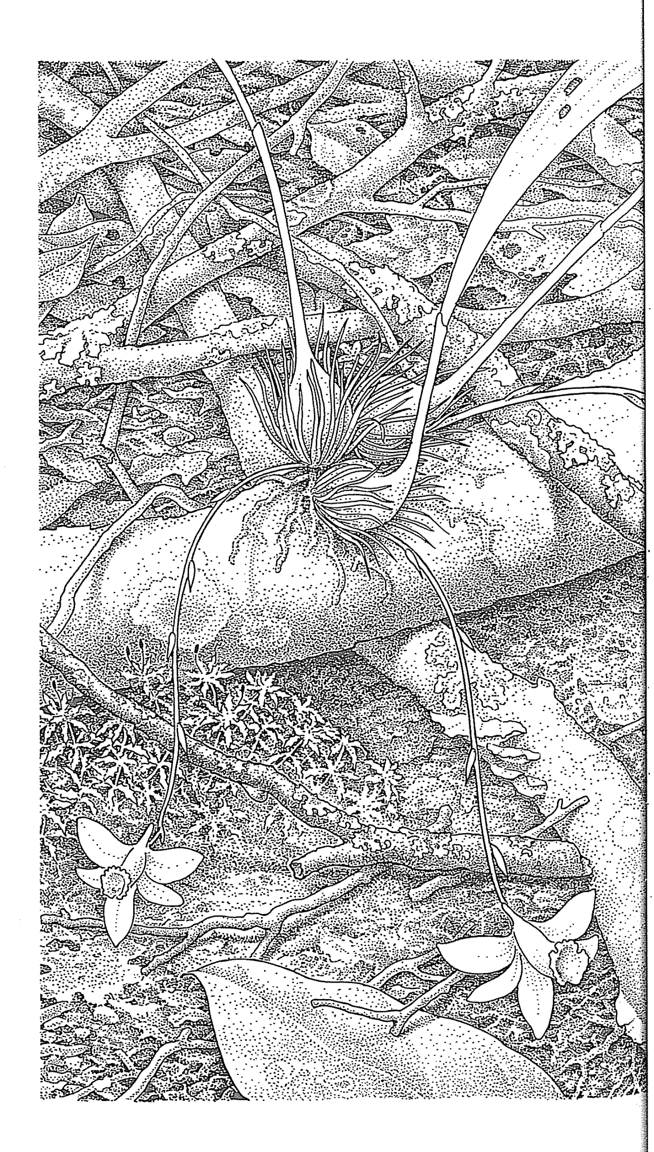
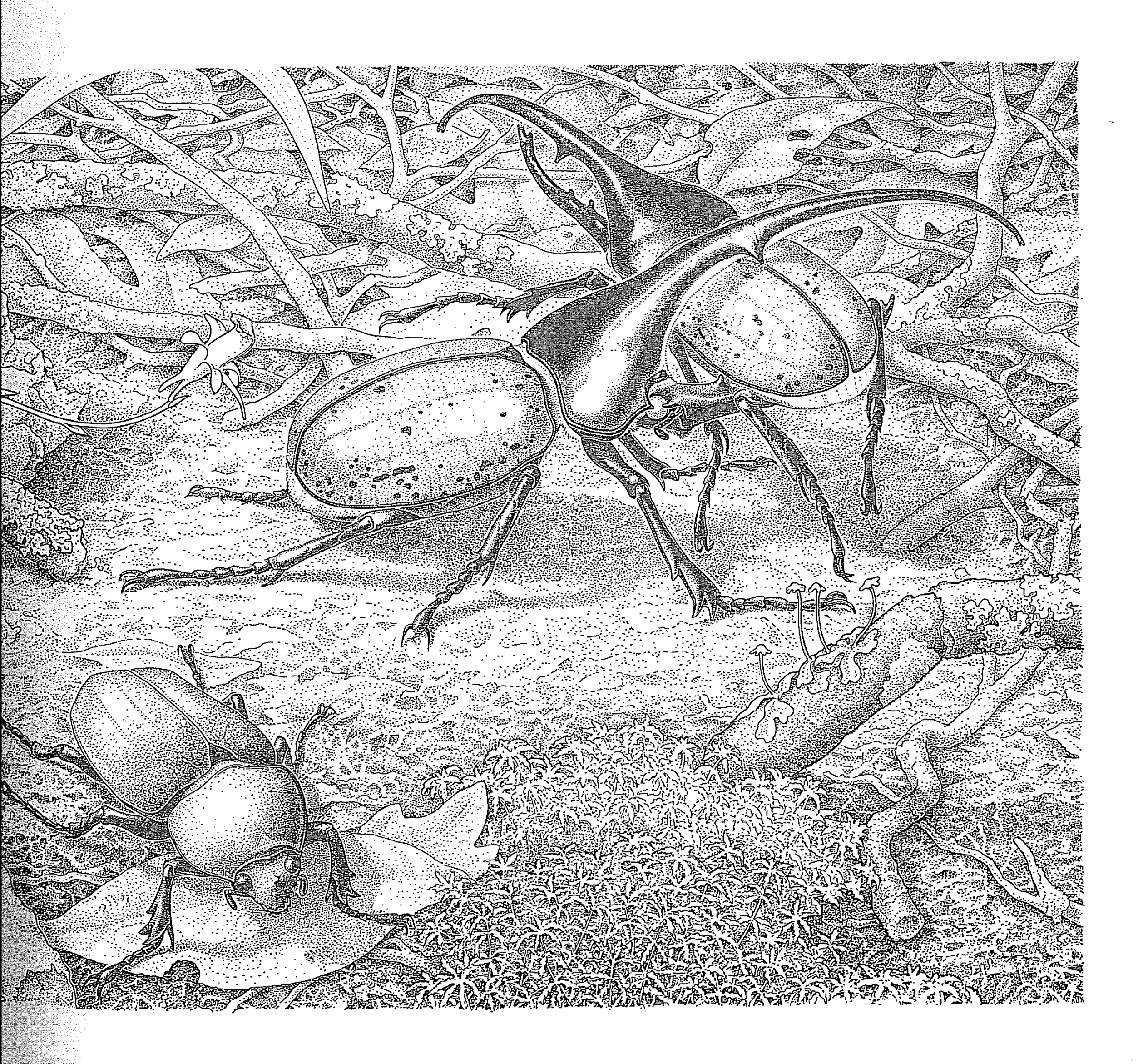


Figura 15-3
En el suelo de una pluviisilva venezolana, dos machos de escarabajo hércules luchan por la dominación y el acceso a la hembra próxima. El combate consiste en gran medida en aferramientos y alzamientos con los cuernos descomunales que nacen en la cabeza y protórax. La orquídea de esta ilustración es Teuscheria venezuela; *musgos, líquenes y hepáticas cubren otras partes del suelo y hojarasca. (Dibujo original de Sarah Landry.)*

activa por parte de los machos, incluso cuando no se hallan en contacto directo con sus compañeras. Por ejemplo, no todas las libélulas hacen uso de una larga fase en tándem. Después de aparearse y volar en tándem durante un corto tiempo, las hembras de *Calopteryx maculatum* empiezan a depositar huevos sobre la vegetación sumergida. El macho se posa en un soporte cercano y ataca a otro macho que se acerque a su pareja.

Finalmente, la pareja puede que sólo huya de la presencia de otros pretendientes. Los machos de la hormiga *Pheidole sitarches* forman conspicuos enjambres de apareamiento, dentro de los que vuelan las reinas vírgenes para ser fecundadas. Tan pronto como un macho se une a la reina, la pareja cesa de volar y cae al suelo, donde se completa el apareamiento. La reina entonces se arranca sus propias alas y huye arrastrándose para iniciar una nueva colonia, impidiendo así de forma efectiva inseminaciones posteriores (Wilson, 1957). Cuando las hembras de los combatientes eligen a uno de los machos competidores, a menudo vuelan hasta muy lejos antes de asumir la postura agachada que invita a la cópula y la hace posible (Selous, 1927).

Debe tenerse en cuenta que la agresión ostentada durante la competición intrasexual es de un tipo especial. En el capítulo 11, aduje que la mayoría de formas de agresión animal, son técnicas desarrolladas cuando la carestía de recursos limita crónicamente el crecimiento de la población. El comportamiento agresivo llega entonces a formar parte de los controles dependientes de la densidad. En el caso de la selección intrasexual, también existe competición para un recurso limitante. Pero la escasez, usualmente de hembras disponibles para la inseminación, pero a veces también de machos capaces de cuidar de la descendencia de las hembras, no limita el crecimiento de la población, y la agresión no contribuye a los controles dependientes de la densidad. Verdaderamente, la selección intrasexual es probable que llegue a ser más intensa cuando otros recursos, como terreno y alimento, se hallen en mayor disponibilidad y la población crezca con la mayor rapidez. En este momento, las hembras son capaces de reproducirse con tasas superiores, lo que otorga una ventaja a la fertilidad *per se*, y la abundancia de otros recursos libera a los machos de perseguir a las hembras. Entra en juego el principio de alocación (véase el capítulo 6): el comportamiento masculino evoluciona hasta llevar la competición sexual a las máximas consecuencias. Las formas más elaboradas de ostentación de cortejo y agresión intrasexual se desarrollan bajo condiciones



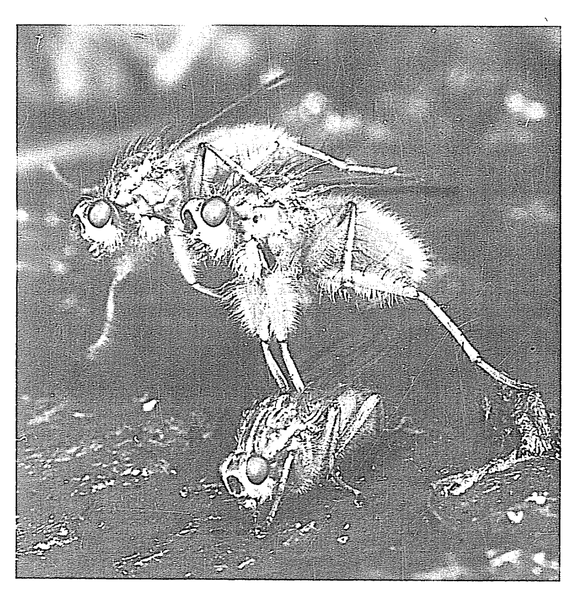


Figura 15-4
Lucha entre machos de la mosca amarilla del estiércol Scatophaga stercoraria, *durante la fase pasiva del cortejo. La hembra está en la parte inferior. El macho que la inseminará antes está en el medio, y puede observarse en el momento de apartar a un rival que lo ha atacado un momento antes. El ataque provino de la izquierda, provocando la extensión de la pata media izquierda para prevenir la penetración por aquél lado. Alza entonces todo su cuerpo para empujar y expulsar al intruso en dirección opuesta. (De Parker, 1970b.)*

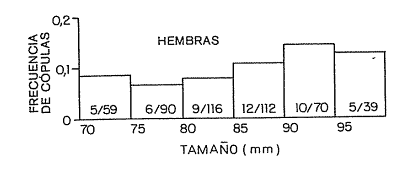
en las que los machos tienen el menor número de problemas con el alimento y los depredadores. Los sistemas de lugares de apareamiento y cortejo en insectos, aves y antílopes de África como *Kobus kob* de Uganda, están alejados de los terrenos de alimentación. Las violentas jerarquías de dominación de los elefantes marinos y algunos otros pinnípedos han evolucionado en los territorios insulares de halado, donde tanto el tiempo dedicado a la alimentación como la mortalidad debida a los depredadores, son mínimos. Así pues, no sólo la competición ordinaria y la selección intrasexual difieren básicamente entre sí, sino que están en conflicto. A medida que el comportamiento social evoluciona como respuesta a la depredación y a la escasez de alimentos, el principio de alocación refuerza el antagonismo entre reproducción sexual y evolución social.

LA TEORÍA DE LA INVERSIÓN PARENTAL

La base última de la selección sexual reside en la superior varianza del éxito en el apareamiento dentro de un sexo. Debido a la anisogamia, las hembras, definidas como el sexo que produce los gametos mayores, tienen virtualmente asegurado el hallazgo de una pareja. Los huevos son el recurso limitante. Las hembras tienen más que ofrecer en términos de inversión energética con cada acto del apareamiento, por lo que es más probable que hallen una pareja. Los machos invierten relativamente poco en cada esfuerzo por el apareamiento, siendo ventajoso para ellos enlazarse con tantas inversiones femeninas como les sea posible. Esta circunstancia se vuelve del revés sólo en los casos excepcionales donde los machos dedican más esfuerzo a criar a la descendencia después del nacimiento. Entonces las hembras compiten por los machos, a pesar de la ventaja inicial ganada por la anisogamia. La competición activa por un recurso limitante tiende a aumentar la varianza en la parcelación del mismo. Algunos individuos es probable que adquieran algunas participaciones, mientras que otros ninguna. La diferencia resultante en el éxito reproductivo conduce a la evolución de características sexuales secundarias dentro del sexo más competitivo.

Esta diferencia en la varianza fue documentada por el clásico experimento de Bateman (1948) con *Drosophila melanogaster*. La técnica consistía simplemente en presentar cinco machos, y cada macho tenía que competir con otros cuatro. Las moscas portaban marcadores cromosómicos, lo que permitía a Bateman distinguirlas como individuos. Sólo el 4 % de las hembras fracasaron en el apareamiento, e incluso esta pequeña minoría fue vigorosamente cortejada. La mayoría de las que se aparearon, sólo lo hicieron una o dos veces, momento en el que ya habían recibido esperma más que suficiente. En contraste, el 21 % de los machos fracasaron al aparearse, y los individuos con más éxito produjeron como tres veces más descendencia que las hembras más fértiles. Además, la mayoría de los machos intentaron aparearse repetidas veces, y en contraste con las hembras, sus éxitos reproductores aumentaron en proporción lineal al número de veces que copularon.

Los datos relativos al éxito reproductor en poblaciones salvajes son escasos. Un conjunto comparable a los de Bateman se obtuvo con el saurio de Jamaica *Anolis garmani*, gracias a Trivers (véase la figura 15-5). Otros animales en que la varianza en el éxito reproductivo de los machos excede al de las hembras, incluyen a libélulas, la mosca del estiércol *Scatopahaga stercoraria*, la rana común *Rana temporaria* de Europa, gallinas de la pradera y otros lagópodos formadores de lugares de anidamiento y descanso, elefantes marinos, y babuinos. Las evidencias indirectas sugieren la amplia incidencia de esta diferencia de varianza en otros vertebrados. Siguiendo con este principio, Trivers (1972) ha elaborado los principios de una teoría general sobre la inversión parental, dirigida a tenerse en cuenta en una amplia gama de distintas formas de conducta sexual y parental. Sus argumentos se basan en el análisis grá-



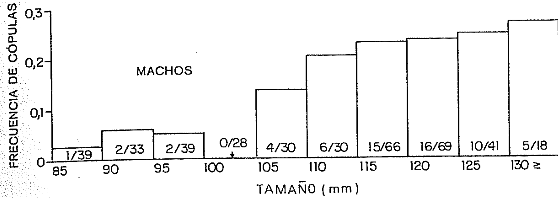


Figura 15-5

Principio de Bateman ilustrado en lagartos: la variación del éxito reproductor es superior en los machos que en las hembras, en la especie jamaicana Anolis garmani. *El éxito reproductor se mide por el número de cópulas observadas, por número de individuos (machos o hembras) en cada categoría de tamaño de 5 milímetros que se imbrica. Los datos también muestran que el éxito masculino aumenta con el tamaño. (Tomado de Trivers, 1972.)*

fico de la *inversión parental*, definida como cualquier comportamiento hacia la descendencia que aumenta las oportunidades de sobrevivencia de la misma, a costa de la capacidad paterna de invertir en otra descendencia. Una segunda variable analizada es el *éxito reproductor*, medido según el número de descendencia sobreviviente. El principio central de la selección sexual se formula en el gráfico de la figura 15-6. Vemos que un sexo, normalmente el femenino, invierte más en cada descendencia. Un huevo cuesta más que un espermatozoo en el sentido de que reduce más drásticamente el número de huevos adicionales que pueden producirse al mismo tiempo o después. El progenitor que contribuye en mayor medida al cuidado parental, comúnmente de nuevo la hembra, hallará difícil o imposible el comenzar a reproducirse otra vez hasta que la primera descendencia no esté madura. Y como es lógico, para que esta inversión parental aumente con más rapidez como inversión en función del número de descendientes producidos por episodio reproductor. La curva de éxito reproductor, sin embargo, será la misma para ambos sexos, es decir, un aumento lineal uno a uno con el número de descendientes producidos, mediante el cual se define de hecho. En consecuencia, el progenitor que realice la mayor inversión por descendencia querrá detenerse a una descendencia menor que su pareja. A partir de esta disparidad surge el principio de Bateman, en el sentido de que la varianza en el éxito reproductor neto será superior en el sexo con menor inversión por descendencia. Además, este sexo experimentará un grado más intenso de selección sexual, y será propenso a desarrollar los casos más extremos de ostentaciones epigámicas y técnicas de selección intrasexual.

Aun cuando la teoría básica esté construida en el sentido de que los parámetros dificulten la medida en la práctica, existe una forma indirecta en que puede probarse de forma decisiva. En los excepcionales casos en que los machos han asumido más funciones de lo que permitían sus cuidados parentales, también podríamos encontrar la circunstancia excepcional de que las hembras sean el sexo competitivo, usando las más conspicuas ostentaciones y quizás contendiendo directamente por la posesión de los machos. Esta predicción es fácil de confirmar totalmente. Las especies en que existe semejante reversión del sexo, y que está asociada con un extensivo cuidado parental por parte de los machos, incluyen a: agujas e hipocampos de la familia Syngnathidae (Fiedler, 1954); batracios neotropicales «flechas venenosas» de la familia Dendrobatidae (Dunn, 1941; Sexton, 1960); jácanas, aves zancudas parecidas a las gallinas (Mathew, 1964); cuatro especies de tinamúes pertenecientes a los géneros *Crypturellus* y *Nothocercus* (Lancaster, 1964); falaropos (Höhn, 1969; Hildén y Vuolanto, 1972; la agachadiza *Rostratula benghalensis* (Lowe, 1963); el torillo *Turnix sylvatica* (Hoesch, 1960); y la gallina nativa de Tasmania *Tribonyx mortierii* (Ridpath, 1972).

El sistema de análisis de Trivers puede extenderse a la

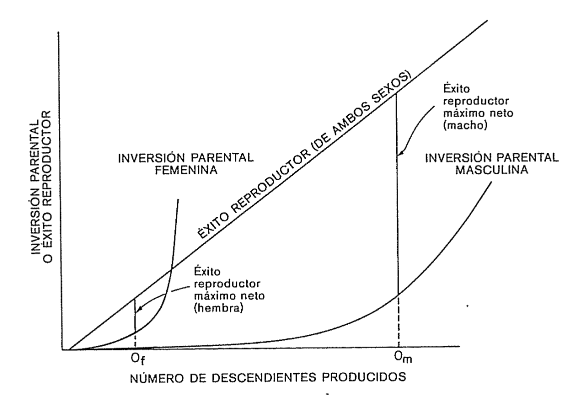


Figura 15-6

Un conflicto de los sexos es el que surge cuando el número óptimo de descendencia (O_f para la hembra, O_m para el macho) difiere entre ellos. En el caso imaginario que vemos aquí, hay una situación usual: la hembra debe invertir un esfuerzo superior para crear descendencia, y su producción mayor neta alcanza un número inferior que en el caso del macho. Bajo estas condiciones, es probable que el macho se dirija hacia la poligamia para alcanzar su número óptimo. En algunas especies, la situación se invierte, siendo la hembra la polígama. (Modificado ligeramente de Trivers, 1972.)

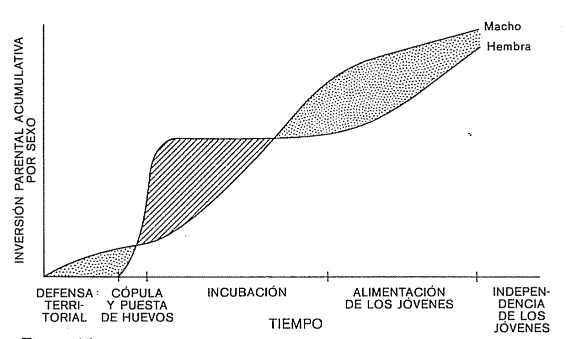


Figura 15-7

La inversión parental acumulativa de dos animales apareados, puede cambiar a través del tiempo, causando variaciones en sus actitudes y relaciones. En este ejemplo imaginario modelado según el ciclo vital de las aves, el macho tiene más que perder en ciertas etapas (punteadas) y la hembra en otras (rayada). Defensa territorial: *el macho defiende el área para proteger las reservas alimentarias y los lugares donde anidar.* Cópula y puesta de huevos: *la hembra entrega los huevos al macho, mientras este último entrega su defendido nido a la primera.* Incubación: *el macho incuba los huevos mientras la hembra no hace nada importante por la descendencia; en consecuencia, la inversión femenina acumulativa permanece constante, mientras la del macho aumenta, y ambas inversiones se emparejan una segunda vez.* Alimentación de los jóvenes: *cada progenitor alimenta a los jóvenes, pero la hembra lo hace a un ritmo más rápido, lo que causa una tercera convergencia de inversiones. (Modificado ligeramente de Trivers, 1972.)*

consideración de la inversión parental a través del tiempo, en orden a interpretar los cambios modelados en la interacción sexual. En la figura 15-7 presentamos las curvas acumulativas de inversión de los machos y hembras de una especie avícola imaginaria. Los principios que ilustra la misma pueden extenderse con poco esfuerzo, hasta incluir cualquier tipo de animal, incluso los seres humanos. En cada punto temporal existirá una tentación para la pareja con una mínima inversión acumulada en el sentido de abandonar al otro miembro. Esto es particularmente cierto para el macho, inmediatamente después de la inseminación. La inversión femenina ha aumentado, mientras que la masculina sigue siendo escasa. A medida que el cuidado parental se acumula para cada sexo, la tendencia al abandono dependerá no sólo de las diferencias en cuanto a cantidad de inversión, sino en la capacidad de la pareja para criar a la descendencia por sí sola. Si uno de los componentes de la pareja es abandonado, no dudará en finalizar el trabajo, pues ya se ha comprometido demasiado. Pero si existe un riesgo sustancial en sentido de que un solo progenitor fracase debido a que la tarea sea anonadante, la deserción acarrea el riesgo para el potencial desertor de una pérdida en la eficacia biológica. Cuando la pérdida esperada de eficacia no es probable que se compense con el éxito en el apareamiento futuro con otros individuos, es probable que la deserción sea rara en este punto del ciclo. Como Trivers ha apuntado, pudiera venir un momento en que, cuando las inversiones de ambos miembros de la pareja sean tan grandes, la selección natural favorecerá la deserción de cualquiera de los miembros, incluso si la inversión de uno es proporcionalmente menor. Esto es así debido a que la deserción sitúa a la pareja fiel en una cruel obligación: ya ha invertido tanto que no puede abandonar la inversión, independientemente de las dificultades que tenga que arrostrar. Bajo estas circunstancias, la relación entre los miembros de la pareja puede desembocar en un juego en el que se mira cuál es el que primero puede desertar. El resultado podría determinarse no tanto por la voluntad, sino por las oportunidades que existen para la posesión de una segunda pareja. Rowley (1965) describió un episodio paralelo en el soberbio chochín azul australiano *Malurus cyaneus*. Dos parejas vecinas tuvieron sus polluelos simultáneamente y no pudieron mantenerlos aparte, por lo que los alimentaron indiscriminadamente. Una de las parejas se marchó para iniciar otra descendencia. La restante continuó cuidando de todos los pequeños aunque hubiera sido engañada.

Fuera de este no sentimental cálculo del conflicto marital y del engaño, puede configurarse una nueva percepción de la cuquería. Cuando la fertilización se produce por inseminación, que es el sistema universal para reptiles, aves y mamíferos, el macho no siempre puede estar completamente seguro de que los huevos de su pareja hayan sido fertilizados por su propio esperma. Hasta el punto en que él invierte en el cuidado de su descendencia, es genéticamente ventajoso asegurarse de que tiene acceso exclusivo a los huevos no fertilizados de la hembra. Con frecuencia, el derecho de prioridad surge como una bonificación resultante de otros tipos de comportamiento. Los machos que excluyen a otros de los territorios o los controlan según sistemas de dominación, están evitando la competición espermática. Se consigue el mismo efecto con el tiempo de retraso que normalmente se da entre el establecimiento del vínculo y la cópula en las aves monógamas (Nero, 1956), intervalo que de hecho sirve como período de cuarentena para la detección de esperma extraño. La teoría sugiere que estaría reservada una forma de agresividad particularmente severa para el adulterio real o sospechado. En muchas sociedades humanas, donde el lazo sexual es fuerte y el conocimiento personal del comportamiento de los demás detallado, los adúlteros son tratados con dureza. La falta es considerada incluso peor cuando se produce descendencia. Aunque las peleas son poco comunes en pueblos cazadores y recolectores como los esquimales, aborígenes australianos y !Kung Bosquimanos, las muertes o las peleas fatales parecen ser frecuentes en ellos en comparación con otras sociedades, siendo usualmente el resultado de la represión contra el adulterio real o sospechado.

Hasta hace poco, biólogos y científicos sociales habían considerado el cortejo de forma limitada, observándolo como

un mecanismo para la elección de las especies y sexos correctos y para evitar la agresión mientras crecía la correspondencia sexual de la pareja. El principal significado del análisis de Trivers reside en la demostración de que muchos detalles del cortejo también pueden interpretarse con referencia a diversas posibilidades de maltrato por parte de la pareja. Las imposiciones efectuadas por un individuo están basadas en reglas y estrategias designadas por la selección natural. Los científicos sociales pudiera ser que hallasen esta interpretación demasiado genética, o incluso amoral para su gusto, pero las implicaciones en el estudio del comportamiento humano son potencialmente muy grandes.

LOS ORÍGENES DE LA POLIGAMIA

Debido al efecto Bateman, los animales son fundamentalmente polígamos. Al principio, virtualmente todos son anisógamos. En aquellas especies donde el cuidado parental también falta, las variaciones en el éxito reproductor es más probable que sean mayores en los machos que en las hembras. Bajo muchas circunstancias, la adición del cuidado parental reforzará esta desigualdad, pues la inversión parental en el cuidado postnatal raramente es cuantitativamente igual en ambos sexos. La monogamia es generalmente una condición derivada de forma evolutiva. Se produce cuando actúan presiones de selección excepcionales para igualar las inversiones parentales totales, y fuerza a las parejas de forma literal a establecer vínculos sexuales. Este principio no se ve comprometido por el hecho de que la gran mayoría de especies de aves sean monógamas. A pesar de que la poligamia en aves sea, en la mayoría de casos, una condición derivada filogenéticamente, representa una vuelta al primitivo estado de los vertebrados del Terciario. La monogamia en las aves actuales se derivó casi con certeza de la poligamia en algún distante antecesor ave o reptil.

Antes de examinar las evidencias que esconde esta generalización, vamos a definir la terminología esencial perteneciente a los sistemas de apareamiento. *Monogamia* es la condición por la que un macho y una hembra se unen para criar a una sola descendencia. Dura una estación y a veces, para una pequeña minoría de especies, se extiende durante toda la vida. *Poligamia,* en sentido amplio, cubre cualquier forma de apareamiento múltiple. El caso especial en que un solo macho se aparea con más de una hembra se denomina poliginia, mientras que el apareamiento de una hembra con más de un macho es la poliandria. La poligamia puede ser simultánea, en cuyo caso los apareamientos tienen lugar más o menos al mismo tiempo, o puede estar seriada. La poliginia simultánea se llama a menudo poliginia de harén. En el sentido más estricto preferido por los zoólogos, la poligamia también implica la formación de al menos un *vínculo de pareja* temporal. De otro modo, los apareamientos múltiples se definen comúnmente como de *promiscuos.* Pero el término *promiscuidad,* como ha apuntado Selander (1972), acarrea la connotación incorrecta de que los apareamientos sean al azar, cuando en realidad son usualmente muy selectivos de una forma que conduce a la evolución de características sexuales secundarias. Selander ha propuesto la expresión alternativa *polibraquigamia.* Aun cuando el término sea técnica y etimológicamente correcto, podría ser demasiado incómodo para tener amplia aceptación.

Totalmente por sí misma, la anisogamia favorece a la poligamia tan ampliamente definida. Existen cinco condiciones generales que promueven aún más la poligamia. Son 1) la superabundancia de alimento local o estacional; 2) el riesgo de una fuerte depredación; 3) precocidad en los jóvenes; 4) bimadurez sexual y mayor longevidad; y 5) territorios de anidamiento debidos a la división de nichos entre los sexos. Todas menos la última fueron descubiertas en aves, donde las especies mono y polígamas coexisten de forma común y proporcionan la oportunidad de establecer comparaciones evolutivas; pero las mismas influencias probablemente operen con la misma fuerza en otros grupos menos estudiados.

Superabundancia de alimento local o estacional

Armstrong (1955), basándose en su estudio sobre el chochín común europeo *Troglodytes troglodytes,* lanzó la hipótesis de que la monogamia en las aves evoluciona cuando el alimento es limitante, la población está en o cerca del máximo, y de todas formas es una ventaja para el macho permanecer con la hembra y ayudarla a criar a los jóvenes. La poligamia evoluciona en las especies que disfrutan de una superabundancia de alimento durante la época de celo, circunstancia que permite a la hembra criar sola a la descendencia, mientras el macho se lanza a la búsqueda de nuevas parejas. Crook (1964) usó esencialmente el mismo argumento al tener la poligamia en cuenta entre las más de 100 especies de ploceidos tejedores de África y Asia. Notó que las especies que habitan ambientes húmedos, particularmente boscosos, son primariamente monógamas y muestran unas pocas diferencias sexuales secundarias en cuanto a anatomía. Poligamia y dimorfismo sexual, en contraste, son comunes aunque no universales en las especies que ocupan praderas y otros ambientes áridos. La distinción que sugiere Crook parte de diferencias en la dieta. Los habitantes de los bosques son en su mayor parte insectívoros y pueden depender de un rendimiento relativamente estable procedente de los mismos lugares, durante largas épocas de celo. Como resultado, las aves adultas tienden a formar lazos de pareja monógamos, y a defender los territorios por parejas. La mayoría de especies que habitan territorios áridos se alimentan de semillas y otros materiales vegetales que se presentan con gran abundancia durante cortas estaciones anuales. Los machos se ven liberados por otra parte de la necesidad de cuidados parentales durante la estación de celo, pudiendo invertir su tiempo intentando inseminar a otras hembras.

Lack (1968) localizó un fallo en el argumento evolutivo de Crook al notar que casi todas las otras especies que consumen semillas son monógamas. Aún se mantiene la correlación *dentro*

de los Ploceinae (véase también a Moreau, 1960), y quedó la perspectiva para el desarrollo de una teoría más fuerte y general a tener en cuenta para estos y otros hechos similares en otros grupos de aves. Un importante esfuerzo para ello fue el realizado por Orians (1969), quien realizó su propio trabajo con mirlos y tordos *(Agelaius, Xanthocephalus)*, así como el de Verner (1965) con chochines, para apoyar el siguiente argumento. Cuando el ave hembra elige al macho que la corteja, necesita no depender por completo de su certeza sobre la disposición física masculina. En muchas especies, será una ventaja para ella el considerar la calidad del hábitat en que se localiza el territorio. El lugar pudiera ser rico en recursos y conferir protección contra los depredadores y las inclementes condiciones climáticas. Si los ambientes de los distintos territorios varían lo bastante en cuanto a calidad, una hembra ganará más eficacia biológica uniéndose a otras hembras en el rico territorio de un macho poligínico, que convirtiéndose en la única compañera de otro monogínico habitante de un hábitat pobre. Este concepto está parametrizado y puesto de forma gráfica simple en el modelo de Orians-Verner que puede verse en la figura 15-8. Dadas las curvas ascendentes del éxito femenino en grupos monogínicos y poligínicos, en función de una creciente calidad ambiental, existe alguna diferencia mínima entre los territorios más ricos y los más pobres, que hace mejor para una hembra el unirse a un harén en el territorio más rico, que convertirse en la única pareja en otro muy pobre. Esta diferencia mínima ha sido denominada «umbral de poliginia» por Verner y Willson (1966).

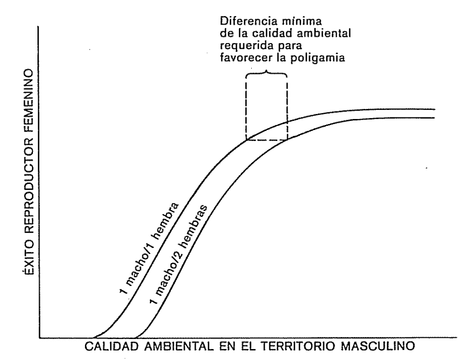


Figura 15-8
Modelo de Orians-Verner sobre las condiciones requeridas para el origen evolutivo de la poliginia. Si el éxito reproductor crece de forma suficientemente escalonada como una función de la calidad ambiental del territorio del macho, y si los territorios de machos individuales varían lo bastante en calidad, alcanzando el umbral de poliginia, será ventajoso para algunas hembras unirse a un harén, en lugar de convertirse en las únicas compañeras de un macho en un territorio pobre. Puede aplicarse el mismo modelo a la poliandria, simplemente invirtiendo los sexos. (Modificación de Orians, 1969.)

Fluyen muchos resultados del modelo de Orians-Verner que se acompasan con los casos especiales identificados por Armstrong y Crook. Los hábitats de productividad altamente variable, contendrán más probabilidad que los que se apartan del umbral de poliginia. Los pantanos son notablemente variables en este sentido; las diferencias en cuanto a rendimiento energético entre los ambientes acuáticos adyacentes son de diez veces o más. De acuerdo con Verner y Willson, 8 de las 15 especies de aves poligínicas del norte de América pertenecientes a las paseriformes, anidan en pantanos, a pesar del hecho de que las aves de estas características sólo constituyen el 5 % de la fauna total. En África, la poliginia también prevalece entre los ploceidos tejedores que habitan los pantanos (Crook, 1964). Los estadios satisfactorios primarios en el crecimiento de la vegetación también proporcionan ambientes muy variables, y las especies de aves oportunistas que los explotan son como una regla ampliamente extendida y carente de especialización. Cinco de las 15 especies poligínicas de paseriformes norteamericanas criadas en hábitats de sabana o pradera, mientras que 2, el pinzón americano *Spiza americana* y el charlatán *Dolichonyx oryzivorus*, están restringidas a los primeros estadios satisfactorios de vegetación de pradera. Finalmente, cuando los lugares de anidamiento limitan la densidad de población pero no los alimentos, la calidad del territorio masculino puede esperarse que varíe mucho de acuerdo con la comodidad de los lugares de anidamiento que contenga. Los chochines poligínicos *Troglodytes aedon* y *T. troglodytes*, anidan en cavidades preformadas, siendo incapaces de excavar las suyas propias, igual que en el caso del papamoscas cerrojillo *(Ficedula hypoleuca)* de Europa (von Haartman, 1954). Probablemente sea significativo que los ploceidos tejedores de África y Asia no sólo disfruten de abundante alimento durante la época de celo, sino que también aniden en los árboles, que son poco disponibles en los hábitats más favorecidos.

Cuando las implicaciones de esta formulación presionan un poco más allá, encontramos de nuevo el básico antagonismo entre sexo y comportamiento social. Si es ventajoso para las hembras reunirse en harenes territoriales en la mejor parte del umbral de poliginia, aún será más ventajoso para cada uno de los miembros del harén por separado. En consecuencia deberíamos esperar la presentación de conflictos entre las hembras del harén. Además, podría producirse un conflicto de intereses desarrollado entre ambos sexos; las hembras desean el menor número posible de compañeros, pero los intereses del macho se ven mejor servidos manteniendo el número de hembras que juntas puedan criar la mayor cantidad de descendencia, dentro de los límites del territorio. Ésta es de hecho, la condición hallada por Downhower y Armitage (1971) en su estudio con la marmota *Marmota flaviventris*, un roedor poligínico territorial de las Montañas Rocosas. El éxito reproductor de las hembras individuales declina con el aumento del harén. La disminución

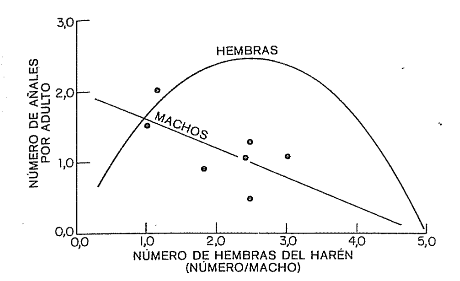


Figura 15-9

Éxito reproductor de Marmota flaviventris, *medido según el número de añales producidos, que es afectado por el tamaño del harén en distintas formas para machos y hembras. Disminuye establemente para las segundas, por lo que el tamaño óptimo del harén para este sexo es 1; pero el éxito reproductor aumenta y luego decrece para los machos, alcanzando su máximo entre dos y tres hembras por macho. Los datos puntuales se refieren a añales observados por hembra. (Modificación de Downhower y Armitage, 1971.)*

es muy pronunciada en el número de descendientes por hembra, en el número medio de descendientes que cuida cada hembra, y sobre todo, el número de añales por hembra presentes en el harén. A partir de los datos de los añales, que proporcionan el éxito reproductor final de los machos, es fácil calcular que el número medio óptimo de hembras por macho está situado entre dos y tres (véase la figura 15-9).

Riesgo de fuerte depredación

La depredación intensa en los animales territoriales tenderá a favorecer la monogamia, dado que los padres son capaces de rechazar a los depredadores y la presencia de ambos adultos proporciona una mayor protección. Von Haartman (1969) se dio cuenta de que la poliginia en las aves de Europa no está asociada al hábitat, como sucede en la fauna norteamericana, sino al lugar predilecto de anidamiento. Muchas de las especies poligínicas construyen nidos con techo abovedado o usan agujeros. Von Haartman cree que estos lugares proporcionan una protección adicional contra los depredadores, permitiendo al macho invertir más tiempo en la defensa del territorio y en el cortejo de otras hembras. También es posible que los nidos cerrados confieran un mayor aislamiento a los jóvenes, lo que reduce su coste de mantenimiento. La hipótesis de Von Haartman, démonos cuenta, no contradice el modelo de Orians-Verner. Incluso añade el elemento independiente de un mejor balance energético para todos los territorios que abarcan el umbral de poliginia, ya sean relativamente pobres o ricos en cuanto a lugares de anidamiento.

Otra forma de proteger a los animales jóvenes de la depredación es llevarlos lo más lejos posible de las acciones de cortejo de los padres. Semejante respuesta adaptativa podría formar parte de la explicación de la poliginia en lagópodos, aves del paraíso y otras aves que se aparean en lugares comunales de ostentación. Una vez inseminadas, las hembras son libres de retirarse y de dedicarse a la crianza de sus jóvenes, en zonas más apacibles y ricas en alimento.

Precocidad en los jóvenes

Cuando las hembras pueden guiar a los jóvenes hacia las mejores áreas de alimentación y mantenerlos fuera de la vista de los depredadores, la necesidad de la participación masculina se ve espectacularmente reducida. Los machos son entonces más libres para dedicarse a las ostentaciones epigámicas y a las luchas por las hembras, actividades que a menudo se dan en territorios de apareamiento especiales y comunales. Como Orians (1969) ha apuntado, la correlación esperada se da en la naturaleza, pero es sorprendentemente indefinida. Las especies poligínicas se dan frecuentemente entre los Phasianidae (faisanes, perdices, pavos, gallinas, codornices) y Tetraonidae (gallos de monte), y unas pocas se cuentan entre las aves de playa, como el correlimos canelo *Tryngites subruficollis,* el correlimos pectoral *Erolia melanotos,* y la agachadiza real *Capella media.* Por otra parte, la monoginia es regla en Charadriidae (chorlitos) y Scolopacidae (correlimos), así como en Anatidae (gansos, cisnes y patos). Los motivos para estas numerosas excepciones siguen sin conocerse.

Bimadurez sexual y mayor longevidad

Cuando el sexo que corteja tiene larga vida, sus miembros pueden aplazar la reproducción hasta que son lo bastante grandes y maduros como para obtener una posición dominante. La dominación reproductora puede desembocar en la inseminación de hembras suficientes como para compensar la pérdida debida al retraso inicial. Esta condición favorecerá la poliginia. De acuerdo con Wiley (1974), la longevidad y la bimadurez sexual son condiciones que prevalecen en las especies poligínicas de gallos de monte. Durante su primer año, los machos no se aparean, o al menos lo hacen muy raras veces, mientras que las hembras se aparean rápidamente durante su primer año de vida. La misma condición básica, llamada bimadurez sexual, se halla ampliamente extendida en otras aves y mamíferos poligínicos. Se ha documentado, por ejemplo en el mirlo alirrojo (Peek, 1971), el manakín (Snow, 1963), el elefante marino del Sur *Mirounga leonina* (Carrick y col., 1962) y el carnero merino (Geist, 1971a).

Territorios de anidamiento debidos a la división de nichos entre los sexos

Los territorios de anidamiento debidos a diferencias intersexuales en la ecología, pueden darse sólo en especies que crían den-

tro de los confines de un territorio de alimentación. Si la hembra es menor que el macho, o por alguna otra razón, requiere menos espacio, y cuida ella misma de la descendencia, se verá la poliginia debido a que más de una hembra podrá soportar el vivir dentro del territorio de un solo macho. Esta divergencia ecológica ha constituido evidentemente un factor en la evolución de la poliginia, en el género de saurios *Anolis* (Rand, 1967; Schoener, 1967; Schoener y Schoener, 1971a, b), y también podría estar implicada en la poliginia del gecónido *Gehyra variegata* (Bustard, 1970).

LOS ORÍGENES DE LA MONOGAMIA Y DE LOS VÍNCULOS DE LA PAREJA

En el mundo animal, la fidelidad es una condición especial que evoluciona cuando la ventaja darwiniana de la cooperación en la cría de la descendencia, es superior a la ventaja para cualquiera de los componentes de buscar otras parejas. Se conocen tres condiciones ecológicas que parecen contar en todos los casos conocidos de monogamia: 1) el territorio contiene recursos tan escasos y valiosos, que hacen falta dos adultos para defenderlos de los otros animales; 2) el ambiente físico es tan difícil, que hacen falta dos adultos para afrontarlo, y 3) la reproducción temprana es tan ventajosa, que la toma de la delantera por parte de la pareja monógama es decisiva.

Defensa de recursos escasos y valiosos

Se ha estimado que el 91 % de todas las especies de aves son monógamas, al menos durante la época de celo. Esta adaptación proporciona una defensa superior de los escasos lugares de anidamiento, o de los territorios que contienen recursos alimenticios esparcidos y renovables, o ambas cosas (Lack, 1966, 1968). Unas pocas especies incluso forman vínculos duraderos a lo largo de sus vidas. Un ejemplo bien analizado es el del guácharo *(Steatornis caripensis)* de Trinidad y la zona norte de Sudamérica. De acuerdo con Snow (1961), la permanencia del vínculo arranca en última instancia, de las circunstancias combinadas de que las aves anidan en cuevas, tienen larga vida, y se reproducen muy lentamente. Los lugares apropiados de anidamiento en las paredes de las cuevas son muy pocos, y esta escasez parece ser el principal factor limitante del tamaño de la población. Se necesita una defensa cooperativa de los nidos para mantenerlos durante las largas vidas reproductoras de las parejas. Los murciélagos de alas amarillas *(Lavia frons)* son poco comunes entre los quirópteros insectívoros, debido a la forma en que se nutren. Al igual que los cazamoscas entre las aves, descansan en los árboles hasta que se aproximan las presas, volando entonces en pos de ellas. Los murciélagos utilizan la ecolocación para orientarse y confían en sus alas anormalmente largas para maniobrar entre las copas de los árboles. Tan pronto como la presa ha sido capturada, vuelven a sus perchas. *L. frons* es también poco común al formar lazos sexuales monógamos. Wilckler y Uhrig (1969a), lanzaron la hipótesis de que las nuevas estrategias alimentarias de las especies requieren el mantenimiento de un territorio fijo, y la monogamia ha evolucionado como un mecanismo auxiliador de esta defensa. En resumen, la especie ha convergido en este aspecto con las aves insectívoras moradoras de los bosques, cuya gran mayoría son monógamas.

La monogamia es mucho más rara en los invertebrados que en los vertebrados, caracterizando quizás menos de una especie de los primeros, contra diez mil. Cuando se da, mejora la defensa de los recursos como principal función. Las parejas de escarabajos enterradores *(Necrophorus)* se apropian de los cuerpos de pequeños animales y los defienden de otras parejas. Sólo mediante un completo control del cadáver puede esperar una hembra criar a una sola descendencia hasta la madurez. El camarón que mata estrellas de mar *Hymenocera picta* es poco común entre los crustáceos, pues forma vínculos sexuales de larga duración. Es también excepcional en el sentido de que sus presas son grandes, pudiendo nutrir una sola estrella de mar a una pareja durante una semana. La defensa de las presas y del área circundante es mucho más importante para *H. picta*, que para crustáceos más convencionales que se nutren de plancton, algas y detritus (Wickler y Seibt, 1970).

Adaptación a ambientes físicos difíciles

No conozco ningún caso en que la monogamia sirva exclusivamente como un mecanismo para afrontar los desafíos procedentes de un ambiente físico. Sin embargo, existe al menos una especie en que las severas condiciones en general han intensificado la necesidad de la defensa territorial, hasta el punto de favorecer la monogamia permanente. La cochinilla *Hemilepistus reaumuri*, es un crustáceo isópodo que habita las secas estepas de Arabia y norte de África. Durante el período más cálido y seco del año, el crustáceo se ve forzado a profundizar en las madrigueras para sobrevivir. Linsenmair y Linsenmair (1971) descubrieron que cada madriguera está ocupada por una pareja adulta que permanece apareada de por vida. El comportamiento altamente territorial de las cochinillas apareadas evita la superpoblación de la madriguera y el agotamiento de las escasas e impredecibles reservas alimenticias de las inmediaciones. Este ejemplo puede ser considerado como un caso especial de defensa de un recurso limitante. Atrae particularmente la atención debido a que identifica la posibilidad de que los parámetros del ambiente físico afecten a toda la población de forma simultánea. Este es el fenómeno opuesto al efecto de Orians-Verner, en que el ambiente varía el éxito individual hasta el punto de promover la poligamia.

Comienzo temprano de la reproducción

Cuando el tiempo de la reproducción es importante, la cooperación entre los miembros de la pareja puede proporcionar una ventaja decisiva. En su excelente estudio sobre la gaviota

tridáctila *(Rissa tridactyla)* en Inglaterra, Coulson (1966) halló que alrededor del 64 % de las aves en reproducción mantenían su pareja desde la estación previa. Las hembras encuadradas en esta categoría, empezaban a poner huevos de tres a siete días antes, producían un total estacional superior, y criaban un mayor número de polluelos que los individuos comparables que habían tomado una nueva pareja. La diferencia arrancaba de la capacidad de las parejas «casadas» para cooperar más intensamente a partir del cortejo y anidamiento. Pero los divorcios también fueron comunes. A través de los 12 años del estudio, Coulson vio que las dos terceras partes de las aves que cambiaron de compañero lo hicieron mientras el primero aún habitaba en la colonia. También, las aves que habían fracasado en la incubación de los huevos la estación previa, presentaban una probabilidad tres veces superior a cambiar de pareja, que las que habían tenido éxito. Esta última correlación sugiere que el «divorcio» es adaptativamente ventajoso para las aves originalmente ligadas a una pareja reproductoramente incompatible. Aún cuando falten datos sobre el éxito reproductor, podría mantenerse una explicación similar para la monogamia en el correlimos menudillo *(Calidris minutilla)* y el correlimos zancolín *(Micropalama himantopus)*, miembros de una familia de aves, Scolopacidae, caracterizada por sus especies conspicuamente poligámicas. Ambas especies se reproducen en el norte del Canadá, donde se requiere tomar suficiente ventaja sobre los exuberantes pero cortos primavera y verano (Jehl, 1970).

OSTENTACIONES COMUNALES

Las ostentaciones sexuales comunales proporcionan algunos de los mejores espectáculos del mundo viviente. En el sudeste asiático, miles de luciérnagas permanecen en ciertos árboles del bosque, y emiten destellos sincrónica y rítmicamente a lo largo de la noche. La luz es tan fuerte, y la localización de los árboles tan consistente, que los mangles próximos a la línea de la costa son usados como ayuda para la navegación (Buck, 1938; Lloyd, 1966, 1973). Millones de langostas de 13 y 17 años se reúnen para aparearse en una u otra localidad forestal del este de los Estados Unidos; el canto de los machos puede ser literalmente ensordecedor para el oído humano (Alexander y Moore, 1962). Estas acciones de los insectos rivalizan con los apareamientos en la arena por parte de las aves, las batallas reales de los machos de carnero merino, y otras que se cuentan entre las ostentaciones más dramáticas de los vertebrados.

El papel primario de la ostentación comunal parece ser la mejora del atractivo, a través del aumento en volumen y riqueza de la señal. En los términos más simples, un grupo de machos es más probable que atraigan a una hembra que uno sólo, y un macho es más probable que halle a una hembra receptiva cuando está en un grupo. El efecto puede estrecharse más cuando los territorios de ostentación están situados en un espacio abierto, sobre un lugar prominente, o en alguna otra localización distintiva que haga fácil la orientación. Tales rasgos caracterizan las áreas de enjambrazón de las avispas parásitas, hormigas, nematóceros y otros insectos que se reproducen comunalmente. Las aves también confían comúnmente en los relieves del terreno. Además, los territorios de ostentación de muchas especies son tradicionales en la naturaleza, recordados por los individuos más viejos de una estación a la siguiente.

Los datos relativos al papel de la depredación en la evolución de las ostentaciones comunales, son ambiguos. Bajo ciertas circunstancias, admitidas, pero no adecuadamente documentadas ni comprendidas por la teoría, la depredación podría aumentar lo bastante en las agregaciones densas como para funcionar como una fuerza selectiva contrarrestante que limitara en última instancia el tamaño y conspicuidad de los grupos en ostentación. Pero bajo otras condiciones, podría producirse lo opuesto. Si las agregaciones son de vida corta y están lo bastante espaciadas en el tiempo, pueden saturar las poblaciones locales de depredadores y reducir la mortalidad individual debida a la depredación. Esta parece ser la estrategia primaria de las cigarras periódicas (véase el capítulo 3). Lloyd (1966) ha expuesto una similar concepción acerca de la extrema periodicidad de algunas especies de luciérnaga. *Lampyris knulli* permanece activa sólo durante alrededor de media hora cada atardecer, mientras que *Photinus collustrans* emite destellos durante menos de 25 minutos. En la mayoría de aves que ostentan más comunalmente, los territorios de apareamiento están muy apartados de los nidos, con el posible resultado de que los depredadores queden lejos de las disimuladas coloraciones de las hembras y polluelos. Pero la ventaja de esta disyunción cambiaría de sentido con facilidad, si los lugares capaces de anidamiento fueran escasos y difíciles de localizar. En tal caso, los individuos que ostentaran en territorios ecológicamente deseables podrían ganar la suficiente eficacia como para contrarrestar la pérdida de algunos descendientes debido a la depredación. Cuando los machos y las hembras de la luciérnaga de África Oriental *Luciola discollis* se sitúan en el lugar de poblaciones previas, lo que implica un territorio de apareamiento, los machos emiten destellos especiales que atraen a las hembras prestas a depositar los huevos. Los machos también son capaces de atraer a las hembras no apareadas hacia las mismas áreas (Kaufmann, 1965). En resumen, el único significado adaptativo general para las ostentaciones comunales que puede deducirse en estos momentos, es la mejora en la señalización. Otros factores ambientales como la depredación y la dispersa distribución de las áreas de reproducción, pueden afectar al carácter y la localización de las ostentaciones, pero por sí mismos no parecen adecuados para explicar por qué las ostentaciones son de naturaleza comunitaria, en lugar de solitarias.

Cuando un área es permanentemente usada para las ostentaciones comunales, se define como *lek* o *arena*. Se dice que los animales están enzarzados en ostentaciones de lek, o en ostentaciones de arena, y todo el sistema de reproducción es un sistema de lugar de apareamiento y cortejo o de arena.

Según el uso ornitológico original (véase a Mayr, 1935; Armstrong, 1947; Lack, 1968), el auténtico lugar de apareamiento y cortejo también se define como distante de las áreas de alimentación y anidamiento, lo que parece ser una útil calificación a tener en cuenta para los animales en general. Restricciones menos útiles que no pueden aplicarse universalmente a otros grupos que han evolucionado un comportamiento de alguna forma similar son 1) la poligamia y 2), la circunstancia especial de que las parejas se reúnan con el único propósito del apareamiento (Gilliard, 1962). Los machos pueden ostentarse en pequeños territorios separados o no; en la literatura ornitológica, cada territorio se califica a veces de corte.

Los sistemas de lek complicados y espectaculares se dan en las aves. El fenómeno ha surgido de forma independiente en líneas pertenecientes a diez familias: el combatiente *Philomachus pugnax* y la agachadiza real *Capella media* (Scolopacidae, que también incluyen a correlimos y a zarapitos reales); muchas especies de gallos de monte, incluyendo a urogallos y a gallos silvestres (Tetraonidae); unos pocos colibríes (Trochilidae); el faisán *Argusianus argus* (Phasianidae); la mayoría de manakines (Pipridae); el gallito de roca anaranjado *Rupicola rupicola* (Cotingidae, una gran familia del Nuevo Mundo que también incluye a cotingas y tityras); la avutarda *Otis tarda* (Otidae); algunos tilonorrincos (Ptilonorhynchidae) dos especies de aves del paraíso (Paradisaeidae); y la viuda de Jackson *Drepanoplectes jacksoni* (Ploceidae, una gran familia del Viejo Mundo que también incluye a los tejedores y a las especies del género *Passer,* y gorriones). Los machos pertenecientes a las especies de esta lista se cuentan entre los más coloreados del mundo de las aves. El brillante color del gallito de las rocas, por ejemplo, es lo más notable entre los cotíngidos, y las aves del paraíso están justamente consideradas como las más bellas de todas. La base de la correlación es que, los sistemas de lek están universalmente asociados con la poliginia extrema y el dimorfismo sexual, promoviendo ambos la evolución sexual secundaria en los machos. Buenas revisiones sobre el tema en varios aspectos han sido proporcionadas por Armstrong (1947), Gilliard (1962), Snow (1963), Lack (1968), Selander (1972), y Wiley (1974).

Como ejemplo especialmente instructivo, consideremos el sistema de lek de los tetraónidos más avanzados, como el gallo de las artemisas *Centrocercus urophasianus.* El comportamiento de este ave, que habita las llanuras norteñas de artemisas, ha sido estudiado en profundidad por Scott (1942), Dalke y col. (1963), y muy especial y recientemente, por R. Haven Wiley (1973). Cada lek, contiene un centro de apareamiento hacia el que los adultos que van a reproducirse se agolpan de forma centrípeta. La población en tales lugares es a menudo muy grande. Si 400 machos se esparcen por un área de una hectárea o más, un número comparable de hembras se acercan a intervalos cortos para aparearse. Una gran fracción de los machos ocupa pequeños territorios, cada uno de los cuales cubre de 10 a 100 m^2. Pero sólo los machos cuyos territorios solapan el centro de apareamiento son aceptados por las hembras. Como resultado, en cada estación un grupo de menos del 10 % de los machos, consigue más del 75 % de las cópulas. Los territorios son relativamente estables en cada estación, y de un año al siguiente. En la medida que le sea posible, cada macho vuelve al mismo lugar al principio de la época de celo, en febrero y marzo. Los vecinos interrumpen a menudo los intentos de cópula, pero usualmente sólo en las proximidades de los límites territoriales. El original sistema postulado por Scott, referente a macho principal asistido por un número limitado de machos subordinados, ha sido refutado por los estudios más detallados de Wiley. En lugar de esto, es un macho el que llega a tener éxito en la reproducción adquiriendo un territorio en el centro de apareamiento. En efecto, hay una lista de espera para este estado real primario. Los machos añales establecen territorios alrededor de la periferia del lek, y con suerte y madurez van moviéndose gradualmente hacia el interior y el centro, a medida que quedan puestos vacantes.

Las ostentaciones de los gallos machos en las artemisas entre sí y hacia las hembras, son elaborados y dramáticos. La ostentación extrema es el pavoneo, ilustrado en la figura 15-10. El macho infla el saco de su pecho, una extensión elástica del esófago que posee una capacidad de 4 a 5,5 litros. La postura de pavoneo se asume poniendo el cuerpo enhiesto y manteniendo la cabeza alta. El macho eriza el plumón blanco y las débiles plumas del lado del cuello, expandiendo la amarillenta cresta sobre los ojos. Entonces, de improviso y dos veces en rápidas sucesiones, levanta su saco tan alto como le puede sostener, dejándolo caer. En el momento antes de elevar el saco, extiende sus alas hacia adelante, y a medida que el primero sube, lleva las segundas hacia atrás sobre unas plumas especializadas que se alinean a los lados del pecho. Este movimiento produce un sonido como de zurrido. Cuando el saco sube y baja, es hinchado con aire para revelar dos manchas desnudas de piel de color verde-amarillento en el pecho. Cuando el saco es bajado por segunda vez, se comprime por la acción de los músculos en la piel del pecho. Esto libera el aire en los receptáculos de la piel desnuda, que súbitamente se hincha hacia adelante colapsándose después, produciendo el movimiento dos ruidos chasqueantes al cabo de 0,1 segundos. Los chasqueos son precedidos de varios breves sonidos de suave arrullo. Así, pues, toda la parte acústica de la ostentación de pavoneo, que sólo dura un poco más de 2 segundos, es un impresionante «suich-suich-cuu-uu-poinc». De acuerdo con Wiley, el sonido puede percibirse por el oído humano a más de varios cientos de metros del lugar, y los blancos pechos que se hinchan, pueden verse a más de un kilómetro.

Los sistemas de lek como los de los pájaros se dan en muchos de los antílopes de campo abierto de África, incluyendo a los kobs untuoso y defassa *(Kobus ellipsiprymnus* y *K. defassa),* kob de Uganda *(K. kob thomasi),* puku *(K. vardoni),* antidorca *(Antidorcas marsupialis),* gacelas de Grant y Thomson *(Gazella granti* y *G. thomsoni),* gnú *(Connochaetes taurinus),* y otros clasificados por Jarman (1974) en los territorios ecológicos y de comportamiento como especies de clase C

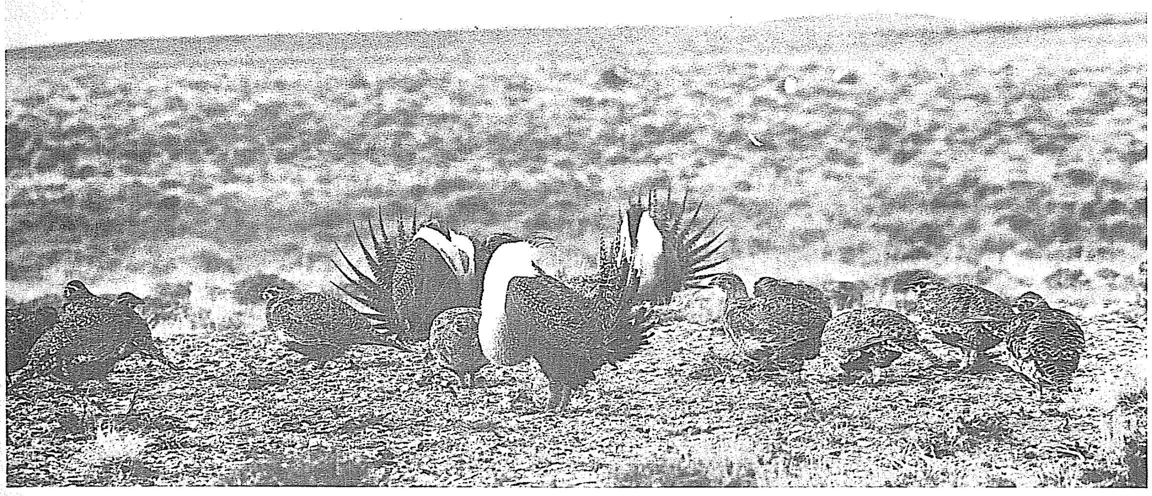


Figura 15-10
El lek del gallo de las artemisas Centrocercus urophasianus *de Montana. Cada uno de los machos en ostentación ocupa un pequeño territorio en el centro de apareamiento del lek. Las hembras, menos vistosas, se agrupan procedentes de todas direcciones para aparearse con estos pocos favorecidos. Los otros machos del lek, que ocupan territorios más periféricos que no se ven en esta fotografía, rara vez tienen ocasión de aparearse. El sistema de lek en esta especie, es el evolutivamente más avanzado que se conoce en los Tetraonidae. (De Wiley, 1973.)*

y clase D (véase el capítulo 24). En el kob de Uganda, un antílope que ha llevado este rasgo desusadamente lejos, los machos con éxito abarrotan los pequeños territorios cercanos entre sí, en lugares muy apartados de las áreas de alimentación y bebida. Las hembras receptivas vagan a través de estas redes formando parte de las manadas de crianza, apareándose con aquellos machos territoriales capaces de detenerlas. Las manadas de solteros van por la periferia del lek, uniéndose a veces a las manadas de crianza, pero sus miembros raramente, sino nunca, son capaces de copular (Buechner, 1963; Buechner y Roth, 1974; Leuthold, 1966). Los sistemas de los antílopes son más difusos que los de las aves que forman lek. De hecho, son geométricamente intermedios entre los territorios completamente alimentarios que caracterizan a los antílopes forestales, y los lugares extremos de lek de las aves.

Leks completos son los formados por el murciélago frugívoro *Hypsignathus monstrosus* de África (Bradbury, 1975). Los adultos ostentan el mayor dimorfismo sexual de las 875 especies que habitan el mundo. Los machos presentan grotescos hocicos y laringes aumentadas. Durante la época de celo, se reúnen en agregaciones nocturnas en lugares tradicionales de las bóvedas de los bosques. Cada macho delimita un pequeño territorio que defiende de los rivales mediante severos gritos y sonidos entrecortados. Desde el momento de su llegada al puesto, el macho canta, emitiendo notas metálicas de 80 a 120 veces por minuto, mientras bate sus alas parcialmente desplegadas a una velocidad dos veces superior. Las hembras visitan el lek a lo largo de su eje, provocando súbitos aumentos en las tasas de ostentación a medida que pasan. Un sistema similar de lek es el de la especie relacionada con ésta *Epomophorus gambianus* (Booth, 1960).

Las moscas de la fruta endémicas en Hawaii, se distinguen

en la gran familia de los Drosophilidae, y quizás entre las moscas en general, debido a la posesión de un auténtico sistema de lek (Spieth, 1968). Los machos se congregan en los tallos de los helechos de los árboles y otros lugares arbóreos, que están tanto expuestos como muy apartados de las flores de que se alimentaban y depositan los huevos. Los machos son de apariencia muy distinta a la de las hembras, caracterizándose por rayas y manchas en las alas. Spieth lanzó la hipótesis de que la segregación de las arenas de apareamiento, con la concomitante evolución de dimorfismo sexual, han sido causadas en última instancia por la depredación. Los drosofílidos se cuentan entre los insectos dominantes de los bosques de Hawaii, siendo el bocado predilecto de aves insectívoras comunes, como el elepaio *(Chasiempis sandwichensis)*, que colecta moscas en sus lugares de alimentación. Transfiriendo el cortejo a arenas especiales, los machos parece que han reducido la magnitud de este desafío.

De acuerdo con Bert Hölldobler (comunicación personal), la hormiga segadora *Pogonomyrmex rugosus* ha alterado las formas básicas de vuelo nupcial de las hormigas, cayendo en un sistema de arena. En una localidad se observaron machos que abandonaban los nidos antes del día en que lo hacían las hembras, reuniéndose en una densa congregación del terreno, en un área restringida que media 60 por 80 hectáreas. A medida que las hembras volaban hasta allí y aterrizaban, eran instantáneamente asaltadas por multitudes de 10 a 30 machos, que peleaban en sus intentos de aparearse con ella. Por la noche, los machos sobrevivientes se retiraban a refugios en el suelo. Al siguiente día, emergían de nuevo para unirse a otros machos y hembras en nuevos asaltos de frenético apareamiento. El origen evolutivo del sistema de arena de *Pogonomyrmex* parece claro. Simplemente se trata de un vuelo nupcial en el suelo que se renueva a diario.

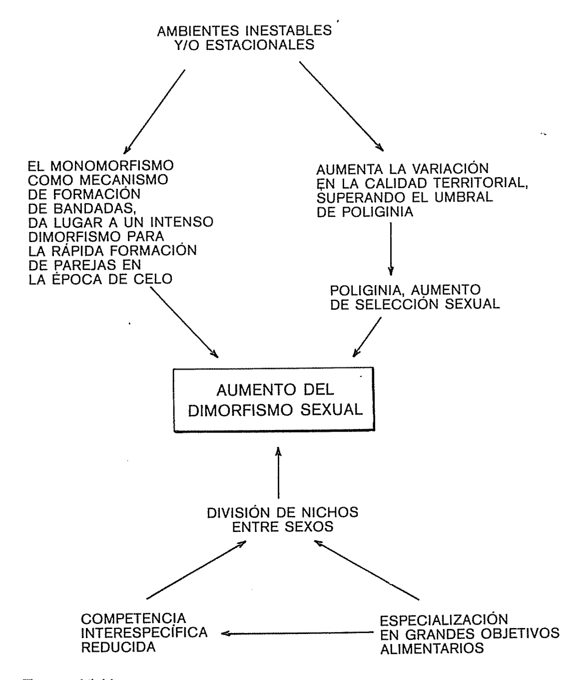


Figura 15-11
Cadenas alternadas de sucesos que conducen al aumento del dimorfismo sexual en aves.

OTRAS CAUSAS ÚLTIMAS DEL DIMORFISMO SEXUAL

El lector reconocerá los siguientes razonamientos que transcurren a través de la teoría de la evolución sexual: la poligamia; promovida por una o más fuerzas ambientales como la muy desigual proporción de los recursos territorialmente defendidos, conduce a un aumento de la selección sexual, lo que conduce a su vez a un aumento en el dimorfismo sexual. Pero como hemos visto ejemplificado en otros fenómenos sociobiológicos, el efecto final, en este caso la mejora del dimorfismo sexual, puede obtenerse a través de otras vías evolutivas. Estas cadenas alternas de causación, como se comprende principalmente a partir de los estudios con aves, se representan en el diagrama de la figura 15-11.

La relación entre un intenso dimorfismo sexual y ambientes inestables, fue examinada por primera vez por Moreau (1960) en los ploceínos, y por Hamilton (en Hamilton y Barth, 1962) en los parúlidos y otras paseriformes del Nuevo Mundo. La mayoría de especies de *Ploceus* que se reproducen en los hábitats secos de África, se mueven en grandes e itinerantes bandadas, vistiendo un plumaje tosco fuera de la época de celo. De forma paralela, las paseriformes que más migran en el Nuevo Mundo, asumen el plumaje más descuidado, asociándose a menudo en bandadas de alimentación durante la época que no es de celo. Hamilton y Barth, siguiendo a Moynihan (1960), concluyeron que la convergencia hacia el plumaje descuidado es un mecanismo para reducir las interacciones hostiles durante la formación de la bandada. El dimorfismo estacional más intenso es asumido por las especies que tienen las rutas migratorias más largas, con períodos muy cortos para reproducirse. Parece deducirse que el dimorfismo ha sido facilitado en tales casos debido a la necesidad de formar vínculos de pareja con la mayor rapidez posible, requerimiento que amplifica el proceso usual de selección sexual. Jehl (1970) ha llegado a una conclusión similar en su estudio sobre el dimorfismo y la

estrategia reproductora entre los correlimos árticos. En los trópicos, las especies de parúlidos y otras muchas especies de paseriformes, son generalmente monomórficas, pero el plumaje en ambos sexos está tan brillantemente coloreado como los plumajes estacionales de los machos pertenecientes a especies migratorias. La explicación para este rasgo separado parece ser esencialmente la misma que para el dúo: los vínculos de la pareja son permanentes, habiendo una gratificación en la comunicación continua para los complejos ambientes tropicales de estos pájaros, donde a menudo es difícil verse.

Selander (1966, 1972) ha observado que el dimorfismo sexual se basa por lo común, en diferencias de predilecciones alimentarias en las especies de aves que se dedican a grandes partidas nutritivas. La relación ha sido documentada en carpinteros, halcones y aves afines, lechuzas, fragatas, págalos y el extinto *Heteralocha acutirostris* de Nueva Zelanda. Su base parece residir en la relativa escasez de las partidas de alimentos, lo que bonifica la división del nido entre las aves apareadas que deben cooperar en la utilización de los mismos recursos, para criar a los jóvenes. La hipótesis gana fuerza a partir del descubrimiento de Schoener (1965) de que una categoría de aves que muestre desplazamientos interespecíficos del carácter en cuanto a tamaño del pico, está comprendida como especie que se nutre de escasas partidas de alimentos, sobre todo los de tamaño excepcionalmente grande. Una tercera e independiente línea de evidencia, procede de los datos recogidos por Schoener (1967, 1968b) sobre los *Anolis* del oeste de la India. Cuando especies pequeñas y de tamaño mediano de este saurio insectívoro se dan aisladas en islas reducidas, los sexos divergen en cuanto a tamaño. Hasta un grado sorprendente, la longitud de la cabeza de los machos se aproxima a una media de 17 mm, mientras que la de las hembras a 13, independientemente de la especie. La implicación parece ser que existe una división óptima del trabajo entre machos y las hembras que viven en el territorio de éstos. Semejante partición ecológica no requiere selección de grupo; puede originarse por completo en la selección a nivel individual. Específicamente, sobrevive mejor la hembra que es capaz de comer bien en el territorio del macho, mientras que éste se apareará tanto más cuanto mejor sea capaz de acomodar a las hembras.

El dimorfismo sexual no necesita ser por completo de naturaleza anatómica. Machos y hembras pueden incluso dividirse los nichos alimentarios a través de diferencias en las respuestas del comportamiento. Entre algunas especies de carpinteros, *Dendrocopos*, los dos miembros de la pareja buscan alimento juntos, pero mantienen una separación espacial en virtud de la dominación que el macho ejerce sobre la hembra. Cuando se dedican a la misma área, usan distintos estratos forestales, como árboles y ramas vivas, en oposición a las muertas, ramas de diferentes tamaños, etc., o emplean otras técnicas de búsqueda del alimento para explotar los mismos recursos (Ligon, 1968; Jackson, 1970; Kilham, 1970).

Capítulo 16

Cuidado parental

El cuidado parental, siendo un rasgo biológico como cualquier otro, está genéticamente programado y varía de una especie a la siguiente. El cuidado que se concede en primer lugar, y qué tipo, así como durante cuánto tiempo, son detalles que pueden distinguir a las especies con tanta seguridad como el diagnóstico de los rasgos anatómicos que utilizan los taxónomos. La hembra de la mayoría de hemípteros, por ejemplo, simplemente deposita los huevos en la planta huésped y se marcha. En unos pocos casos un' progenitor —que sea macho o hembra depende de las especies— monta guardia sobre la masa de huevos, hasta que emergen las ninfas. Los adultos de un subconjunto de estas especies, también protegen a las ninfas, permaneciendo cerca o sobre ellas para preservarlas de los insectos depredadores. En un grupo aún menor, incluyendo al tíngido *Gargaphia solani* y al escutelérido *Pachycoris fabricii* los jóvenes se orientan hacia la madre y la siguen a todas partes. Existen algunas evidencias de que las hembras de una especie, el pentatómido *Phloeophana longirostris* del Brasil, también proporcionan alimento a las ninfas (Bequaert, 1935). Algunos arácnidos abandonan sus huevos o los guardan hasta el momento de la eclosión; otros transportan a sus jóvenes recién nacidos alrededor del abdomen, en bolsas especiales (véase la figura 16-1). El parental en los vertebrados aún está más diversificado. Las aves se ven constreñidas por su propia homeotermia, que requiere que los huevos y jóvenes se mantengan en un intervalo de temperatura muy reducido. Pero las 8700 especies actuales de aves usan virtualmente cualquier mecanismo concebible para conseguirlo (Kendeigh, 1952). Muchas especies, desde el avestruz al faisán, tienen jóvenes precoces capaces de correr y alimentarse al cabo de horas de la eclosión. Los megápodos de Australia y Sudeste asiático, no sólo poseen jóvenes precoces, sino que han desarrollado casi todos los rasgos del cuidado parental postnatal. La hembra simplemente entierra los huevos en la arena, cenizas volcánicas o montones de vegetación en descomposición, con el fin de proporcionar el calor de la incubación. En el extremo opuesto existen especies en que uno de los progenitores incuba a los huevos hasta la eclosión, sin alimento alguno; estos tipos espartanos incluyen al emú, al eider, al faisán de China y al faisán dorado. Las aves altriciales, aquellas con jóvenes desvalidos que requieren protección y cuidados dentro de un nido, también varían en cuanto a cantidad y tipo de la ayuda proporcionada. Cantidades de diversidad menores son las que hay en peces (Sterba, 1962; Wickler, 1963; Barlow, 1974a), anfibios (Noble, 1931; Goin y Goin, 1962), reptiles (Tinkle, 1969; Greer, 1971; Neill, 1971), y mamíferos (Rheingold, ed., 1963; Fraser, 1968; A. Jolly, 1972a). Esta variación se debe a la sensibilidad del comportamiento parental a la selección natural.

ECOLOGÍA DEL CUIDADO PARENTAL

Pieza por pieza, ha empezado a tomar forma una auténtica teoría del cuidado parental (Cole, 1954; Williams, 1957,

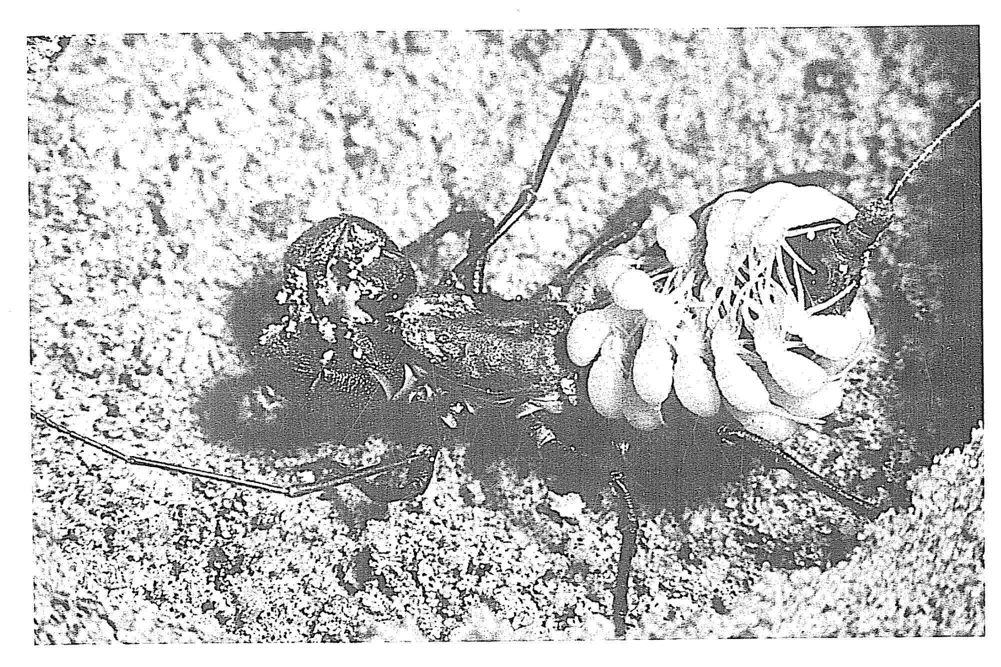


Figura 16-1
Cuidado parental en los arácnidos. Una hembra del escorpión de látigo Mastigoproctus giganteus *transporta a sus preninfas recién salidas del huevo, en y alrededor de la cámara incubadora abdominal. (De Weygoldt, 1972.)*

1966a, b; Hamilton, 1966; Wilson, 1966, 1971a; Tinkle, 1969; Gadgil y Bossert, 1970; Emlen, 1970; Trivers, 1974). Expresada en el lenguaje de la biología de poblaciones, postula un encadenamiento de causaciones desde un limitado conjunto de adaptaciones ambientales primarias a través de alteraciones en los parámetros demográficos, hasta la evolución del cuidado parental como un conjunto de mecanismos capacitadores. El lector puede captar la idea esencial estudiando el diagrama de la figura 16-2. La proposición establece que, cuando las especies se adaptan a ambientes estables y predecibles, la selección de K tiende a prevalecer sobre la de r, con la siguiente sucesión de consecuencias demográficas que favorecen la evolución del cuidado parental: el animal tiende a vivir más, a crecer más y se reproduce a intervalos en lugar de hacerlo de una vez (iteroparidad). Además, si el hábitat está estructurado, como un arrecife de coral en vez del mar abierto, el animal tenderá a ocupar un área de actividad o un territorio, o al menos volver a lugares determinados para comer y refugiarse (filopatria). Cada modificación de éstas es favorecida por la producción de un número relativamente reducido de descendientes, cuya sobrevivencia se ve mejorada por una especial atención durante los principios del desarrollo. En el otro extremo, las especies a veces penetran en ambientes nuevos y físicamente importantes, desarrollando mecanismos idiosincrásicos de protección que incluyen el cuidado de la descendencia durante el período más vulnerable de su desarrollo. La especialización en recursos nutritivos difíciles de hallar, de explotar o de mantener contra los competidores, se ve ocasionalmente aumentada por el comportamiento territorial y la intensificación de la defensa del alimento cuando la descendencia está presente. Unas pocas especies de vertebrados incluso entrenan a las crías en técnicas de búsqueda de alimento. Finalmente, la actividad de los depredadores puede prolongar la inversión parental en el sentido de proteger la vida de la descendencia. Estos cuatro

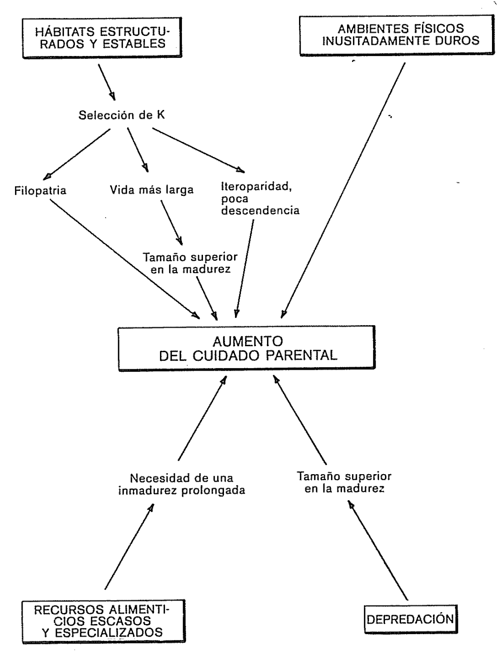


Figura 16-2
Fuerzas motrices ambientales y adaptaciones biológicas intermedias, que conducen a un aumento del cuidado parental.

motores primarios ambientales-ambientes estructurados y estables conducentes a la selección de K, ambientes físicos desusadamente difíciles, oportunidades para ciertos tipos de especialización alimentaria, y presión de depredación— pueden actuar por separado o en combinación, para generar la evolución del cuidado parental. Vamos a examinar algo de la lógica y de las evidencias de esta teoría.

Iteroparidad y reducido tamaño de las crías

Según se ha explicado en el capítulo 4, los ciclos vitales puede esperarse que estén moldeados de una forma que haga máxima la suma de los productos de sobrevivencia y reproducción, en cada intervalo en el transcurso del tiempo. Esta suma no puede expandirse indefinidamente, pues la sobrevivencia (l_x) en cada edad x, es por lo general función inversa de la reproducción (m_x) a la misma edad. En la mayoría de casos, el esfuerzo reproductor disminuye no sólo la supervivencia presente y futura, sino también la fertilidad venidera. Así pues, añadir una unidad de eficacia biológica personal «haciéndola efectiva» en la reproducción a cualquier edad, significa restar alguna cantidad de eficacia biológica personal por alteración del ciclo vital. De ahí se deduce que el ciclo vital de cada población evolucionará de forma que comporte el mejor compromiso en términos de unidades de eficacia biológica, sumadas a lo largo de las vidas de los individuos. El modelo de Gadgil-Bossert confirma que la iteroparidad es la estrategia óptima si el coste en cuanto a eficacia debido a la reproducción aumenta gradualmente con la edad, o si el beneficio decrece de la misma forma, o ambas cosas. Si no se cumple ninguna condición, el mejor modelo es la semelparidad, o sea, la reproducción según un estallido enorme y suicida. La iteroparidad es la regla en los vertebrados, así como entre los miembros solitarios de los Orthoptera e Hymenoptera, los órdenes de insectos que han dado lugar a las especies sociales avanzadas. Si la iteroparidad no existiera y constituyese una preadaptación en estos grupos, la sociabilidad sería rara y en su mayor parte, un fenómeno débilmente desarrollado.

Este razonamiento conduce a la teoría del tamaño de las crías. Cuanto menor sea la descendencia, con más probabilidades el adulto iteróparo cuidará de ella. Al mismo tiempo, cuanto mayor sea el esfuerzo invertido en subir a los jóvenes, será controlado con más precisión el tamaño de éstos. La idea fue desarrollada en primer lugar por David Lack (1954, 1966), quien demostró que las puestas de las aves canoras que se desviaban de la media sólo en uno o dos huevos, producían menos polluelos que las que la observaban. Lack arguyó que menos huevos caían por debajo del potencial de los padres para llevarlos a buen fin, mientras que un número excesivo de ellos provocaba una desnutrición y una elevada mortalidad para toda la población. Wynne-Edwards (1962) ofreció una hipótesis contraria, en el sentido de que el tamaño de la puesta se ajusta de forma altruista por los padres, para prevenir la superpoblación (véase el capítulo 5). Tanto la lógica como la evidencia se han visto favorecidas por la hipótesis de Lack. En particular, Cody (1966) extendió la teoría del tamaño de la puesta de una forma que permite poner independientemente a prueba la hipótesis de Lack. Cody reconoció tres aciertos entre los que es esencial algún compromiso: gran tamaño de la puesta, búsqueda eficiente de alimento y escape eficaz de los depredadores. Postuló que un gran tamaño de la puesta aumenta r, una eficiente búsqueda de alimento aumenta K, mientras que el escape de los depredadores mejora tanto a K como a r, por lo que la ausencia de depredadores de un área en particular, no altera el balance entre tamaño de la puesta y eficiencia alimentaria. El argumento de Cody rinde diversas predicciones que no son obvias. En la estación templada continental del Norte, donde la selección de r es generalmente más importante que la de K, el tamaño de la puesta será mayor y la eficiencia alimentaria algo menor. Este efecto debería reducirse

en las islas de las mismas latitudes, que en general disfrutan de un clima más benigno y menos fluctuante. Hacia las zonas continentales de los trópicos, donde la depredación y la selección de K son consideradas como más importantes, el compromiso debería ladearse a favor de la eficiencia alimentaria y el escape de la depredación, mientras que el tamaño de la puesta debería reducirse en consonancia. En las islas tropicales puede esperarse que aparezca aún otra tendencia: los depredadores son menos importantes y la selección todavía se inclina hacia la eficiencia alimentaria, por lo que la reducción del tamaño de la puesta debería ser menor que en las zonas continentales cercanas. Todas estas predicciones están de acuerdo con la evidencia (véase también a MacArthur, 1972). Una teoría similar, apropiadamente modificada para tener en cuenta especiales propiedades biológicas, se aplicará al tamaño de la descendencia, en otras clases de animales que observan los cuidados parentales.

Longevidad y madurez retrasada

Las formulaciones originales de la evolución de la senescencia por parte de Peter Medawar y G. C. Williams, predecían que la selección de los genes que posponen la mortalidad sería más intensa en las edades de mayor valía reproductiva. Por consiguiente, la senescencia se inmiscuirá de forma creciente en los organismos que hayan alcanzado la edad de la reproducción. Hamilton y Emlen dedujeron, de forma subsecuente, que la mortalidad se concentrará en las edades más tempranas en aquellas especies que presenten un cuidado parental más sustancial. La razón es que, cuando los embriones son defectuosos o los jóvenes recién nacidos son enfermizos, es a menudo más provechoso para los progenitores echarlos, escapar de ellos y empezar de nuevo con otra descendencia. Cuanto mayor sea la inversión parental, medida en términos de duración del período de gestación, mayor será el tamaño de la descendencia al nacer y mayor cantidad de cuidados dedicados a las crías recién nacidas, antes será programada la mortalidad. Cuando se realizan grandes inversiones tempranas, es probable que emerjan prolongados cuidados postnatales, inmadurez prolongada y larga vida, en calidad de coadaptaciones. Además, cuanto mayor sea el progenitor, mayores riesgos personales aceptará en favor de la descendencia. Emlen ha llamado la atención sobre la posibilidad de la evolución del rencor como una adaptación complementaria. El progenitor que invierte mucho en la descendencia, es capaz de comportarse destructivamente con la de individuos no relacionados con él, y esta hostilidad llegará a un máximo a la edad de su mayor valía reproductiva. Podría ser significativo en el contexto de esta teoría el que los seres humanos tiendan a responder con la fiereza y hostilidad más irracionales, no hacia los niños y ancianos de los grupos extraños, sino hacia sus adolescentes mayores y adultos jóvenes.

La vida prolongada y la baja fertilidad pueden reforzarse mutuamente de otra forma aún. Supongamos que la primera ha sido favorecida por circunstancias totalmente independientes del esfuerzo reproductor digamos, un ambiente rico y estable relativamente libre de depredadores. Supongamos además que las condiciones no son favorables a la emigración de la descendencia. Entonces, la progenie de estas especies seleccionadas por K es probable que llegue a constituirse en directa competidora de los padres. Si los padres sólo han vivido parte de sus vidas, cada unidad de eficacia biológica ganada por una descendencia a sus expensas, estará compensada por sólo la mitad de la unidad de eficacia inclusiva. Sólo basándose en esto, no contribuye a una reproducción frecuente. En la práctica, la competición de la descendencia no ofrece problemas teóricos separados, pues puede computarse como parte del esfuerzo reproductor.

Las correlaciones positivas entre bajo esfuerzo reproductor, retraso en la madurez y grandes inversiones en la descendencia individual, generalmente se mantienen a través de los principales grupos de vertebrados. Un ejemplo en los saurios, compilado por Tinkle, puede verse en la tabla 16-1. En estos animales, un mayor esfuerzo reproductor se ve reflejado en los pesos y tamaños proporcionalmente superiores de las puestas, así como en el mayor esfuerzo dedicado al cortejo, que a su vez se mide por el incremento en los grados de dimorfismo sexual y elaboración del comportamiento de cortejo.

Tabla 16-1

Número de especies de saurios que maduran pronto y tarde, y que ostentan más o menos esfuerzo reproductor e inversión parental. N = *número de especies en la muestra. (De Tinkle, 1969.)*

Variable	Maduración temprana ($N = 35$)	Maduración tardía ($N = 23$)
Peso de la puesta/peso corporal	0,2-0,3 (media 0,25), $N = 5$	0,1-0,4 (media 0,30), $N = 9$
Número de puestas	1-6 (media 3), $N = 17$	1-2 (media 1,1), $N = 19$
Dimorfismo sexual	Intenso en 16 de las 19 especies	Débil o ausente en 11 de 17 especies
Tipo de cortejo	Elaborado en 5 de 9 especies	Elaborado en 1 de 6 especies
Territorialidad	De 10 especies, todas	En 10 de 14 especies
Viviparidad	En 1 de 35 especies	En 7 de 23 especies
Cuidado parental	En 2 de 35 especies	En 5 de 14 especies

Gran tamaño

Los animales de gran duración de su vida, no sólo maduran más tarde, sino que también son mayores en términos generales. La correlación esperada entre tamaño y cuidado parental se mantiene en aves y mamíferos, pero es débil o falta en absoluto en peces y reptiles. Williams (1966a) revisó la evidencia en el último grupo con alguna profundidad, concluyendo que la falta de correlación es debida al compromiso con factores extrínsecos. Un pez pequeño puede presentar una necesidad superior de defender sus huevos en nidos, mientras que su tamaño lo hace menos efectivo en proporcionar protección contra los depredadores. La incubación oral y la viviparidad, constituyen alternativas a su alcance, pero imponen una reducción en la fertilidad que las hace menos valiosas. Los insectos sociales parecen conformarse a una regla de tamaño *a priori*. Las cucarachas criptocércidas, estrechamente relacionadas con los termes primitivos que muestran un cuidado parental muy desarrollado, son de gran tamaño, viven mucho y crían con lentitud. Las avispas tifíidas no sociales, consideradas entre los Hymenoptera vivientes los antecesores más próximos de las hormigas, muestran rasgos similares en comparación con los restantes Hymenoptera. Se cumple lo mismo con los véspidos solitarios más estrechamente relacionados con las especies sociales. En las abejas no existe una relación clara.

Filopatria

El cuidado parental se ve facilitado por la existencia de lugares de anidamiento donde los jóvenes pueden ser dejados a intervalos, mientras los padres buscan alimento y rechazan a los depredadores. Los miembros vivos más primitivos de las hormigas, avispas sociales y abejas sociales, preparan lugares seguros de anidamiento donde establecen su hogar con eficiencia. Los entomólogos están generalmente de acuerdo con Wheeler (1923, 1933), reforzado luego por Evans (1958), en el sentido de que las avispas elaboran un comportamiento nidificador que ha sido un factor crucial en la repetida emergencia del comportamiento social de los Hymenoptera. Las colonias de cucarachas criptocércidas, así como las de termes primitivos estrechamente relacionadas con ellas, ocupan troncos en descomposición y otras fuentes de celulosa durante la mayor parte de sus vidas. Las especies piscícolas que evidencian las mayores dosis de cuidado parental postnatal, también ocupan territorios de forma típica en las arenas de playa fangosa que han estado ocupadas por la marea alta, arrecifes coralinos y otros hábitats superficiales. Deben contrastarse con otras especies que pasan sus vidas vagando por aguas abiertas (Barlow, 1974a). Entre los mamíferos, los nidos y territorios no son esenciales para el cuidado parental. Las hembras de algunos ungulados migratorios, como gnús y renos, crían a sus jóvenes sin la ayuda de nadie. Pero en la gran mayoría de especies las hembras, ocasionalmente ayudadas por los machos, mantienen a los jóvenes en lugares de anidamiento defendidos. Finalmente, la dependencia del cuidado parental por parte de las aves en el anidamiento y el establecimiento de un hogar es casi universal, y no necesita comentarios adicionales.

Ambientes físicos desusadamente estresantes

Cerca de un ambiente estable y predecible, la condición que con más probabilidad promueve la evolución del cuidado parental está muy cerca de lo directamente opuesto. Cuando las especies penetran en nuevos hábitats en que uno o más parásitos físicos son excepcionalmente estresantes, a menudo adicionan el cuidado parental como único medio de hacer avanzar a los jóvenes hasta un estado de desarrollo en que sean capaces de afrontar las nuevas condiciones. *Bledius spectabilis* es un coleóptero que vive en un ambiente extremo para un insecto —los intermareales de la costa norte de Europa, donde constantemente afronta una elevada salinidad y la carencia de oxígeno. La especie es también excepcional en el gran grupo taxonómico al que pertenece (familia Staphylinidae), en cuanto a la cantidad de cuidados prodigados por la hembra a la descendencia. Mantiene a las larvas en madrigueras, las protege de los intrusos y les proporciona algas frescas a intervalos frecuentes (Bro Larsen, 1952). Las salamandras pletodóntidas son insólitas por el grado en que han penetrado en el ambiente terrestre. Sus huevos son depositados en el suelo, trozos de madera o lugares equivalentes, y son a menudo protegidos por la madre hasta la eclosión. En lugar de pasar por un estado larvario acuático, los jóvenes emergen directamente pareciéndose a adultos en miniatura. Highton y Savage (1961) hallaron que en *Plethodon cinereus,* la presencia de la madre es importante para el normal desarrollo de los huevos. Las sustancias nutritivas se explotan de forma más completa, el embrión crece más y los jóvenes sobreviven en número superior al doble que en los grupos comparables de huevos privados de la protección materna. Las hembras también defienden activamente sus huevos de las demás hembras. Las especies de batracios que depositan sus huevos en la tierra, incluyendo a aquellas que proporcionan un cierto grado de cuidado parental, casi sin excepción habitan en áreas montañosas húmedas. El fenómeno es especialmente común en las tierras altas tropicales. Allí, el ambiente sigue siendo difícil, pero mucho menos que en las tierras bajas, más secas y estacionales. Goin y Goin (1962) consideran este cambio en el comportamiento como una repetición del primer paso en la evolución que conduce al origen de los reptiles a partir de los anfibios, a finales del Paleozoico, época de gran actividad orogénica.

Fuentes nutritivas escasas o difíciles

Las aves que se reproducen menos de todas son las águilas, los cóndores y los albatros. Sólo tienen un polluelo y todo el ciclo de crianza ocupa más de un año. La madurez requiere al menos varios años; cóndores y albatros reales no empiezan a reproducirse hasta que cuentan con alrededor de nueve años

de edad. El rasgo ecológico común que presentan estas especies, es la dependencia del alimento, que está diseminado y es difícil de obtener (Amadon, 1964). La búsqueda de alimento consiste en investigaciones largas y hábiles. La vuelta a casa se produce recorriendo largas distancias, haciendo falta a veces gran cantidad de recursos para el transporte. Algunas águilas, por ejemplo, vagan a través de miles de kilómetros cuadrados en búsqueda de la presa. Durante la época de celo, sin embargo, debe restringirse severamente el movimiento. El macho, normalmente caza para él, su compañera y el polluelo. Cuando el joven ya está crecido, la hembra empieza también a cazar. Las presas de las mayores águilas son mamíferos de tamaño prudencial, como perezosos, monos y pequeños antílopes. El llevarlos hasta el nido después de la muerte, requiere a menudo una fuerza y habilidad excepcionales. No es de extrañar entonces que los jóvenes deben alcanzar un gran tamaño antes de intentar valerse por sí mismos. El águila coronada *(Stephanoaetus coronatus)* quizás represente el último caso. Las parejas se reproducen en años alternos, requiriendo al menos 17 meses para subir a un solo descendiente. Las jóvenes aves algunas cazan por sí mismas mucho antes de dejar a sus padres. Un fenómeno similar puede ocurrir en ciertas aves marinas menores que buscan alimento a través de grandes áreas de mar abierto. La golondrina real de mar *(Thalasseus maximus)* y los rabihorcados *(Fregata)*, siguen alimentando a sus descendientes después de que hayan abandonado el nido. Los mismos tipos de aves han sido vistos practicando «juegos» que parecen contribuir a la habilidad en la caza, Se arrebatan objetos del pico de uno a otro durante el vuelo, rompen ramas de los árboles y se siguen entre sí en estrecha formación mientras ejecutan caladas bajas sobre el agua (Ashmole y Tovar S., 1968). Un especializado ejemplo de inversión parental prolija es el de los abejorros comunes (Meropidae), en los que la descendencia es alimentada con insectos no venenosos en los nidos, recibiendo un cuidado adicional fuera de ellos mientras aprenden el difícil arte de devorar abejas, su presa primordial (Fry, 1972).

Un grado comparable de inmadurez prolongada caracteriza a los grandes mamíferos carniceros, como los lobos, perros salvajes africanos y los grandes felinos. Los leones se enzarzan en sesiones de entrenamiento durante las que las hembras adultas inician a los jóvenes en la caza de las presas. De acuerdo con Schenkel (1966b), estos ejercicios se parecen a una auténtica caza al acecho hasta cierto punto, pero sin llegar a la muerte. El siguiente es un ejemplo típico:

A la puesta del sol, las dos madres se acercan a las seis crías, A_1 y B_1, siendo inmediatamente saludadas por ellas. Después de un pequeño juego, todos los leones se establecen en una minúscula elevación del plano terreno, con escasas acacias, vigilando los alrededores. Cuando dos gnús pasan a una distancia de 50 ó 60 m del grupo, una de las madres se levanta inmediatamente, seguida por la otra. Ambas adelantan al trote, dejando entre sí una distancia de 15 m, para aproximarse a los gnús transversalmente desde atrás. Sin dubitaciones, los jóvenes leones reunidos forman un irregular frente aprovechándose de las acacias a modo de cubierta. A medida que los gnús avanzan a velocidad moderada, los leones no se acercan excesivamente, y uno después de otro incluyendo a las madres, abandonan. Sólo dos de los jóvenes leones continúan acechando mientras las presas deben atravesar un claro. Es donde los gnús los detectan y escapan con un fácil galope.

Cuando las leonas hembras se dedican a «auténticas» expediciones de caza, dejan atrás a los cachorros con un paso determinado y los más jóvenes ni siquiera intentan seguirlas. La invitación de las madres hacia los cachorros parece ser el inicio de una elaborada sesión de juego. Los cachorros salvajes de Schenkel empiezan a cazar por sí mismos cuando cuentan alrededor de 20 meses, cuando todavía están bajo el cuidado de las hembras. Sus primeras víctimas son jabalíes verrugosos, pero también acechan gnús y cebras con cierta frecuencia. Cuando algunos de los jóvenes leones se dedican a estas actividades, los otros cachorros observan a corta distancia.

CONFLICTO PATERNO-FILIAL

La tradicional visión de la relación entre padres y descendientes, siempre ha asumido una inversión parental unilateral. La descendencia se consideraba como representante de tantas unidades de eficacia biológica para el padre, como una vasija más o menos pasiva en la que se vertiera una cierta cantidad de cuidado para aumentar la inversión. Hasta hace poco, los estudiosos de la conducta animal no se han adherido al fenómeno del conflicto paterno-filial durante el período del destete. A medida que los jóvenes se hacen mayores, la madre los descorazona con creciente firmeza. Por ejemplo, el macaco hembra retira los labios juveniles de su pezón empujando la cabeza con el revés de su mano; mantiene la cabeza debajo de su brazo, o aparta a la cría de su cuerpo, depositándola en el suelo. El joven, a veces gritando como protesta, lucha por volver a una posición favorable de unión (Rosenblum, 1971a). Entre los ungulados, el descorazonamiento conduce a menudo a una hostilidad abierta. Un joven alce atraviesa dos crisis durante el período de declinación de la dependencia de su madre. La primera es en primavera, cuando cuenta con un año de edad, y la madre acaba de dar a luz a un nuevo ser. Ésta, se vuelve súbitamente hostil hacia el añal y lo aparta de su territorio. El joven alce permanece en la inmediata vecindad, e intenta repetidamente volver a la madre. En otoño, al principio de la estación de celo, se relajan las barreras territoriales y el añal puede volver de nuevo junto a su madre. Pero esta proximidad precipita la segunda crisis. La madre ahora trata a sus hijas como rivales, mientras que los machos persiguen a los más jóvenes como si fueran adultos. En este punto, el joven animal llega a independizarse de su madre (Margaret Altmann, 1958).

Los estudiosos de los mamíferos han considerado comúnmente el conflicto como una consecuencia no adaptativa de la

ruptura de los lazos paterno-filiales. O, en el caso de los macacos, se ha interpretado como un *mecanismo* por el cual, la hembra fuerza a la descendencia a independizarse, paso que en última instancia, beneficiará a ambas generaciones. Hansen (1966), escribiendo acerca de los macacos rhesus, expresó esta segunda hipótesis de la forma siguiente: «Una de las funciones primarias a la que servía la madre fue la contribución a una emancipación gradual, pero beneficiosa, de su hijo. Aunque este proceso fuera ayudado y estimulado por la creciente curiosidad de las crías hacia el mundo exterior, la liberación de los vínculos con la madre se consiguió en parte considerable, por las respuestas de castigo y rechazo». Una explicación similar es la dada por Hinde y Spencer-Booth (1967). Pero los datos son erróneos. Kaufmann (1966) concluyó, a partir de sus propios estudios con bandas distribuidas en libertad, que los jóvenes macacos rhesus se alejan de sus madres más por la atracción de otros monos, que por el rechazo materno. Los datos de Hinde y Spencer-Booth con animales cautivos, no contradicen esto. Pueden ser interpretados como indicación de que el rechazo materno tiende a aumentar los intentos por parte de las crías, de permanecer con sus madres, independientemente del atractivo de otros miembros de la tropa.

Una aproximación al tema completamente distinta es la de Trivers (1974). En lugar de considerar el conflicto como una ruptura de las relaciones, o un mecanismo promotor de la independencia en los jóvenes animales, Trivers lo interpreta como el resultado de la selección natural operando en direcciones opuestas en ambas generaciones. ¿Cómo es posible que tanto la madre como el hijo se hallen en conflicto y ambos permanezcan adaptativos? Debemos recordar que ambos comparten sólo la mitad de sus genes por descendencia común. Llega un momento en que es más provechoso para la madre dejar que el hijo mayor tome su camino, y dedicar sus esfuerzos exclusivamente a la producción de otro. En el punto en que la primera descendencia tiene oportunidades de alcanzar una vida independiente, la madre es probable que aumente (incluso doblándola) su representación genética en la próxima generación merced a este acto. Pero el más joven no puede esperarse que conciba la cuestión de esta forma en absoluto. A medida que la continua protección de su madre aumenta su propia eficacia biológica inclusiva, el joven animal debería intentar llegar a ser independiente.

Si es la eficacia biológica inclusiva de la madre la que sufre primero, surgirá el conflicto. Para ser más precisos, la selección favorecerá el comportamiento de rechazo por parte de la madre, cuando el coste en unidades de eficacia para ella exceda el beneficio en las mismas unidades, mientras que la descendencia intentará persistir hasta que el coste para su madre exceda en dos veces los beneficios para ella misma. En este punto, la eficacia inclusiva de la descendencia se ve reducida y la independencia llega a ser provechosa. Podemos esperar que cuando la descendencia sea de tamaño muy pequeño, la relación coste para la madre/beneficio para la descendencia también sea muy pequeña, y la madre y la descendencia «estarán de acuerdo» en continuar la relación de dependencia. A medida que los más jóvenes crezcan se hará más caro mantenerlos en unidades de eficacia inclusiva, por lo que los siguientes dos umbrales se cruzan en secuencia:

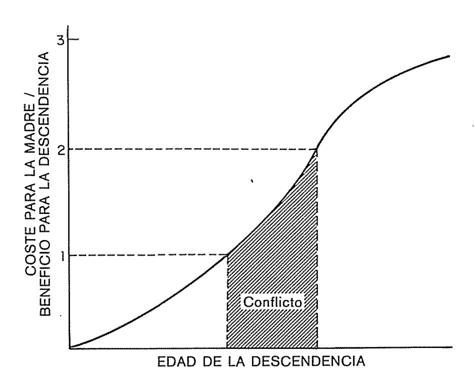


Figura 16-3
Modelo de Triver sobre cronología del conflicto paterno-filial.

Coste para la madre/beneficio para la descendencia, mayor que 1: el conflicto comienza a medida que declina la eficacia de la madre, pero la eficacia inclusiva de la descendencia aún no se ve disminuida por la relación.

Coste para la madre/beneficio para la descendencia, mayor que 2: el conflicto acaba y la descendencia se va voluntariamente, pues la eficacia inclusiva de ambos participantes se ve ahora disminuida.

El hipotético transcurso del tiempo de las relaciones se representa en la figura 16-3. El conflicto principal puede esperarse que empiece durante el período del destete, cuando el joven animal se hace independiente de la leche u otros alimentos proporcionados directamente por el progenitor. El conflicto del destete ha sido documentado en gran variedad de mamíferos, incluyendo a ratas, perros, gatos, langures, cercopitecos de cara negra, babuinos, y macacos rhesus y de otras especies. Entre las aves, se ha registrado en la gaviota argéntea, curruca roja, águila de Verreaux y pelícano blanco, y quizás se halle ampliamente extendida en las aves altriciales en general. Incluso parece darse en los peces que incuban en la boca (Reid y Atz, 1958). Otra forma de conflicto paterno-filial, conocido en roedores y ungulados, es la exclusión territorial.

El período del conflicto es de hecho un caso extremo, comportando el desacuerdo en cualquier tipo de ayuda a la descendencia. Es igualmente fácil de concebir en circunstancias tempranas de la vida del joven animal, cuando los intereses de ambos individuos son servidos al ayudar el progenitor, pero el desacuerdo existirá acerca de *cuánta* ayuda debe darse. Este

conflicto menor resulta del hecho de que, mientras el adulto es seleccionado para otorgar la cantidad de inversión que haga máxima la diferencia entre coste y beneficio, la descendencia es seleccionada para tratar de asegurar la cantidad de inversión que haga máxima la diferencia entre el beneficio para ella, y el coste para la madre devaluado por el importante coeficiente de relación, que normalmente es ½. Ambas funciones pueden verse en la figura 16-4.

La hipótesis de Trivers está de acuerdo con el transcurso del tiempo en el conflicto observado en gatos, perros, ovejas y macacos rhesus. En cada una de estas especies, el conflicto empieza mucho antes del inicio del destete, y tiende a aumentar progresivamente después. En los perros (Rheingold, 1963) y gatos (Schneirla y col., 1963), el período del cuidado maternal ha sido explícitamente dividido en tres intervalos sucesivos caracterizados por el aumento del conflicto. En la primera etapa, la mayor parte de la crianza es iniciada por la madre, y raras veces, sino nunca, se resiste a los avances de la cría. Durante el segundo intervalo, se inician las aproximaciones por ambos individuos con más o menos la misma frecuencia; la madre ocasionalmente rechaza a la descendencia, pudiendo incluso tratarla con hostilidad. El tercer intervalo es el período de destete. El joven animal inicia la mayoría o todos los episodios de crianza, siendo usualmente rechazado. Paradójicamente, pero de alguna forma de acuerdo con la teoría, cuanto más independiente y libre se hace el joven, con más frecuencia busca renovar el contacto con la madre.

El modelo de Trivers puede ajustarse muy bien de una forma no obvia, a los detallados resultados de los experimentos conducidos sobre el desarrollo infantil de los macacos rhesus, por Robert Hinde y sus asociados (Hinde y Spencer-Booth, 1971; Hinde y Davies, 1972a, b). Cuando una cría era separada de su madre durante pocos días, y luego devuelta a ella, solicitaba contacto con más frecuencia que antes de la separación. En contraste, las crías de control dejadas con las madres todo el tiempo se observaba que disminuían sus contactos durante el mismo intervalo. Las crías separadas mostraban también más síntomas de aflicción, como llamadas e inmovilidad, después de reunirse con sus madres. Cuanto más rechazaban las madres a las crías antes de la separación, más aflicción mostraban después. Incluso, lo que es más significativo, las crías separadas de sus madres por eliminación de éstas, se mostraban más afligidas que las otras. Todos estos resultados están de acuerdo con el concepto de que las crías se esfuerzan en aumentar la cantidad de inversión maternal, estando alerta a los signos de que la madre está reduciendo esta inversión. Los datos no están de acuerdo con las dos principales hipótesis en litigio, como que el rechazo maternal se ha seleccionado como un mecanismo para promover la independencia de los jóvenes, o que la independencia se consigue primariamente por atracción hacia otros miembros de la sociedad.

Trivers ha elaborado su modelo para ser tenido en cuenta en la selección inclusiva, a través de una amplia gama de parientes y no parientes. Sin embargo, el refinamiento puede mostrarse eventualmente aplicable sólo a los seres humanos, y a unos pocos de los otros vertebrados más inteligentes. Consideremos a la descendencia que se comporta altruísticamente hacia una completa hermandad. Si se tratara del único agente activo, su comportamiento sería seleccionado cuando el beneficio para los hermanos excediera al doble del coste en sí mismo. Desde el punto de vista de la madre, sin embargo, la eficacia inclusiva se gana cuando el beneficio para los hermanos simplemente excede al coste para el altruista. En consecuencia, es probable que se produzca un conflicto entre los progenitores y la descendencia en la actitud hacia los hermanos: el padre fomentará más altruismo del que los jóvenes estén preparados a dar. El argumento inverso también se mantiene: el padre tolerará menos egoísmo y rencor entre los hermanos de lo que ellos tiendan a mostrar, pues sus eficacias inclusivas empezarán a sufrir a baja intensidad. Las mismas desigualdades se mantienen a través de un indefinido círculo en expansión de parientes y no parientes. Los actos altruistas hacia un primo carnal son ordinariamente seleccionados si el beneficio para el primo supera en 8 veces el coste para el altruista, pues el coeficiente de relación entre los primos carnales es de ⅛. Sin embargo, el padre está relacionado con sus sobrinos según $r = 1/4$, y preferiría ver actos altruistas de sus hijos hacia sus primos cuando la tasa beneficio/coste fuera mayor que 2. La conciencia parental también se extendería a las interacciones

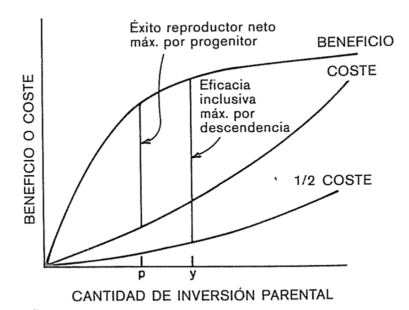


Figura 16-4

Posibilidad de conflicto paterno-filial de diversos grados a través del período de cuidado parental, bajo las condiciones aquí expuestas. Beneficio, coste y la mitad del coste de una acción parental hacia la descendencia en un momento determinado, pueden verse como funciones de la cantidad de inversión parental en la acción. Un ejemplo de inversión en mamíferos sería la cantidad de leche proporcionada durante un día de amamantación. En p*, la eficacia inclusiva parental (beneficio menos el coste) es máxima; en* y*, la eficacia inclusiva de la prole (beneficio menos ½ del coste) es máxima. Progenitores y descendencia están en consecuencia seleccionados para no estar de acuerdo en la inversión en* p *o* y*. (Modificación de Trivers, 1974.)*

con individuos no relacionados. Desde el punto de vista de la descendencia, un acto de egoísmo o rencor puede proporcionar ganancias, siempre y cuando se mejore su propia eficacia inclusiva. El individuo explotado (o toda la sociedad) puede desquitarse contra él y uno o más miembros de su familia. Pero el acto será favorecido en la selección si el beneficio que otorga es superior a la pérdida infligida por el desquite, donde se suma la pérdida individual y la de sus parientes y devaluados por los apropiados coeficientes de parentesco. Los progenitores puede esperarse que consideren la cuestión de acuerdo con aproximadamente el mismo cálculo. Sin embargo, puesto que pierden más eficacia inclusiva debido a los costes infligidos en los hermanos de los ofensores y otros parientes, probablemente serán menos tolerantes en cuanto al hecho. En términos humanos, la asimetría en cuanto a las relaciones y las diferencias en cuanto a las respuestas que implican, conducirán en la evolución a un arraigo de los conflictos entre los padres y sus hijos. En general, la descendencia intentará imponer su propia socialización de una forma más egoísta, mientras que los progenitores intentarán repetidas veces disciplinar a los jóvenes hasta un nivel superior de altruismo. Hay un límite para la cantidad de altruismo que los padres desearían ver; la diferencia está en los niveles en que la selección provoca a ambas generaciones considerar como óptimo. Trivers ha resumido el argumento de la forma siguiente: «El conflicto durante la socialización no debe considerarse sólo como un conflicto entre la cultura del padre y la biología del hijo; también puede considerarse como un conflicto entre la biología del padre y la del hijo». Sobre todo, el joven individuo no es simplemente un organismo maleable moldeado por sus progenitores, como convencionalmente lo consideran los psicólogos. Por el contrario, el joven puede esperarse que reciba algunas de las acciones de los padres, que sea neutral hacia otras, y hostil incluso a otras.

Las implicaciones de la teoría del conflicto no acaban ahí. Bajo ciertas circunstancias, puede esperarse que los padres influencien el comportamiento de la descendencia en su vida adulta. El comportamiento altruista podría ser inducido cuando desembocase en un aumento de la eficacia inclusiva, a través de los beneficios otorgados a los progenitores y a otros parientes. El mono soltero, la tía virgen, o el homosexual, no necesitan sufrir genéticamente. En ciertas sociedades, su comportamiento puede redundar en una mejora de la eficacia de los padres, hermanos y otros parientes, hasta un punto en que selecciona a los genes que los predisponen a entrar en su forma de vida. Además, sus parientes, y especialmente sus progenitores, responderán de forma que se refuerce la elección. La presión social no necesita ser consciente, al menos no hasta el punto de promover explícitamente el bienestar de la familia. En lugar de ello, es probable que se haga reposar en las sanciones de la religión y las costumbres. En caso de que la proporción beneficio-coste sea inferior a 1 para el individuo, pero mayor que 1 para los miembros de la familia, surgirá un conflicto que haga mucho menos probable la selección de este rasgo. Incluso así, semejante curso evolutivo podría ser mantenido allí donde la mayor experiencia y la ventaja inicial de los parientes se mostraran anonadantes.

CUIDADO PARENTAL Y EVOLUCIÓN SOCIAL EN LOS INSECTOS

Una de las pocas diferencias realmente fundamentales entre las sociedades de insectos y de vertebrados, es la extensión territorial del cuidado parental. Las especies de insectos sociales muestran una gran diversidad en cuanto a forma e intensidad de la atención prestada a los jóvenes, y esta variación está sólo débilmente correlacionada con el grado de complejidad de la organización social. En algunas de las especies más avanzadas, virtualmente no se produce ningún contacto entre los adultos y las formas inmaduras. Además, es probable que la interacción paterno-filial tenga un reducido efecto sobre el desarrollo del comportamiento social. Las especies de vertebrados, en contraste, muestran una intensa correlación entre la cantidad de cuidado parental y la complejidad de la organización social. Yendo más lejos, el comportamiento del progenitor influencia mucho el desarrollo social de la descendencia. Estas dos relaciones están especialmente bien marcadas en los mamíferos.

Consideremos en primer lugar a uno de los grupos de insectos sociales que requieren del cuidado parental. Las avispas sociales de los géneros *Vespa* y *Vespula*, albergan a sus larvas en crecimiento en celdillas individuales hexagonales y papiráceas, empaquetadas juntas en panales horizontales de cría. Cuando están hambrientas, las larvas atraen la atención de las obreras rascando rítmicamente los lados de su confinamiento con la cabeza, produciendo un sonido parecido al crujir de la lechuga (Ishay y Landau, 1972). Las obreras las alimentan con porciones de insectos finamente masticadas, pero aún sin digerir, situándolas directamente en las mandíbulas. De vez en cuando, las larvas exudan gotas de una secreción salival, que las obreras lamen con rapidez (figura 16-5). El par de glándulas salivales de la larva son relativamente grandes, cada una dividida posteriormente en ramas ventrales y dorsales que corren a través de la cavidad somática. La primera pista sólida sobre el significado de la secreción larvaria, fue obtenida por Montagner (1963), quien halló que los machos de *Vespula* obtenían nutrición de la saliva larvaria. Al principio de la crianza de la reina, los machos son rechazados por las obreras cuando piden, volviendo entonces a la secreción larvaria como principal fuente de alimento. En estudios bioquímicos sobre la misma especie de *Vespula*, Maschwitz (1966b) confirmó que la secreción salival de las larvas es tanto atractiva como nutritiva. Contiene una media del 9 % de trehalosa y glucosa, lo que significa alrededor de cuatro veces más la concentración en la hemolinfa larvaria. Maschwitz cree que los azúcares solos bastan para inducir la alimentación adulta, no hay evidencias de que existan atractivos adicionales. La secreción contiene

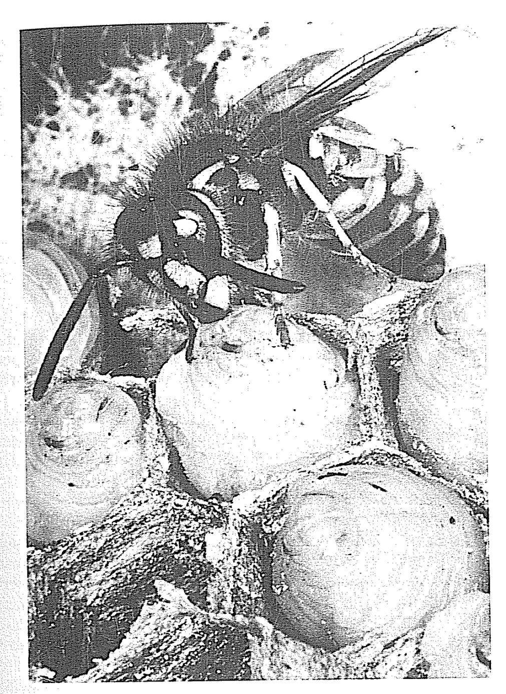


Figura 16-5
Obrera de la avispa social Vespula vulgaris, *alimentándose con la secreción salival de una larva. (De Maschwitz, 1966b.)*

en su mayor parte azúcares; están presentes aminoácidos y proteínas, pero sólo a una quinta parte de su concentración en la hemolinfa. Montagner y Maschwitz consideran que las secreciones larvarias constituyen una reserva alimentaria para la colonia, con la misma función que el líquido del buche que se pasan entre los adultos. Las glándulas salivales son pues análogamente funcionales que el buche de las obreras adultas. Maschwitz calculó que un microlitro de saliva larvaria proporciona energía para mantener viva a una obrera de *Vespula* durante 1,8 horas, y el azúcar liberado por una larva grande en una sola vez, basta a una obrera para medio día. Posteriormente, Ishay y Ikan (1969) añadieron un fascinante nuevo giro a la historia. Descubrieron que no sólo las larvas de la especie *Vespa orientalis* estudiadas en Israel proporcionaban carbohidratos salivales a los adultos, sino que también eran las únicas de la colonia capaces de convertir las proteínas en carbohidratos en primer lugar. Sólo estos individuos poseen quimiotripsina y carboxipeptidasas A y B. No se ha demostrado que los adultos puedan digerir en absoluto proteínas. Las larvas elaboran glucosa, fructosa y sacarosa, así como tri- y tetrasacáridos no identificados, proporcionándolos a las obreras nodrizas. La incapacidad de las avispas adultas para efectuar la gluconeogénesis es inusual en los insectos y fue, por supuesto, inesperada por completo como mecanismo social. El principal significado de los hallazgos en las avispas es que demuestran por vez primera que las larvas pueden comportarse altruísticamente hacia los adultos, y que de alguna forma contribuyen, en virtud de su comportamiento, a la maquinaria homeostática de la colonia. Su monopolio de la gluconeogénesis muestra que las avanzadas sociedades de las avispas han ido muy lejos distribuyendo una división bioquímica del trabajo entre jóvenes y adultos.

El caso de las avispas parece en primera medida consistente para considerar la complejidad de las relaciones adultos-descendencia como una auténtica medida de la evolución social. Si pasamos a continuación a la abeja *Apis mellifera*, interpretada generalmente como en el cénit de la evolución social de los insectos, se mantiene esta impresión intuitiva. Aun cuando no exista una trofalaxia directa entre los adultos y las larvas, las celdillas que habitan estas últimas son repetidamente visitadas por las obreras nodrizas, que las limpian y colocan alimento fresco cerca de ellas. Además, existe una débil correlación en las hormigas entre la intimidad del cuidado de la prole y otros parámetros de la organización social. Las reinas y obreras del género *Myrmecia*, las más primitivas de las hormigas actuales pertenecientes al gran complejo mirmecioide, esparcen los huevos por el suelo del nido. Las larvas se alimentan directamente de fragmentos frescos de insectos, y son capaces de arrastrarse cortos tramos por sus propios medios. La regurgitación entre adultos raramente se produce, sino nunca (Haskins y Haskins, 1950; Freeland, 1958). Un nivel de cuidado de la prole comparablemente bajo es el mantenido por las especies de *Amblyopone*, los miembros actuales más primitivos de la segunda división principal de las hormigas, el complejo poneroide (Haskins y Haskins, 1951; R. W. Taylor, comunicación personal). Dentro de las líneas más avanzadas anatómica y socialmente en los complejos mirmecioide y poneroide, la prole es más atendida por las obreras y los tipos de interacciones son más numerosos. Los huevos son característicamente amontonados con las larvas del primer estadio. Éstas, son típicamente inmóviles excepto las piezas bucales, proporcionando secreciones salivales a las obreras a cambio de fragmentos de alimento sólido y líquidos nutritivos regurgitados por los buches de las obreras (Le Masne, 1953; Wilson, 1971a). Las secreciones de al menos una especie, *Monomorium pharaonis*, se ha visto que prolongan la sobrevivencia de las obreras no nutridas de otra forma (Wüst, 1973). Esta saliva contiene cantidades sustanciales de aminoácidos y proteínas, incluyendo proteasas, pero pocas o ninguna grasa o carbohidratos. La fracción acuosa de la secreción también ayuda a las obreras

a superar los prolongados períodos de sequía. Así pues, la simbiosis larva-adultos es en estas hormigas recíprocamente beneficiosa, aún cuando no parezca estar tan especializada como en el caso de *Vespa orientalis*. Una tendencia evolutiva parecida ha sido la seguida por los termes. Las formas inmaduras, o ninfas, de las primitivas familias Kalotermitidae y Rhinotermitidae, son auto-suficientes. En realidad, contribuyen más al trabajo en la colonia que los adultos. Antes de alcanzar un crecimiento completo, permanecen indefinidamente en un estado como el de las ninfas, lo que llaman los entomólogos pseudoergate. Sólo una pequeña fracción de ellas se transforman en las castas irreversibles y totalmente desarrolladas de los soldados, y machos y hembras reproductores. La organización social de los termes más primitivos está basada en gran medida en el «trabajo infantil» (Lüscher, 1961b; E. M. Miller, 1969). En los Termitidae, filogenéticamente más avanzados, considerados generalmente como termes superiores y constituyen el 75 % de las 1900 especies conocidas en todo el mundo, los jóvenes son mucho más dependientes de los adultos. En sus primeros dos o tres estadios, el insecto en desarrollo es usualmente calificado de larva, a pesar del hecho de que su forma es de ninfa, pues está desvalido, no participa en el trabajo de la colonia, y es alimentado con secreciones salivales por las ninfas mayores y la auténtica casta de las obreras (Noirot, 1969b).

La correlación filogenética completa que parece existir entre la confianza del cuidado de la prole y otros parámetros de la organización social, se ve espectacularmente interrumpida por las abejas sin aguijón. Estos insectos, que constituyen la tribu Meliponini de la familia Apidae, están filogenéticamente próximos a la abeja melífera. En muchos aspectos, están tan avanzadas como la *Apis mellifera*. En algunas especies, las colonias son tan grandes y las diferencias anatómicas y de comportamiento entre la reina y la casta de las obreras están tan bien marcadas como en la abeja melífera. La división de la colonia se consigue gracias a un tipo de enjambrazón que es distinto del de las abejas melíferas, pero igualmente complicado. La reina ejecuta repetidas veces un extraño ritual durante el que consume alimentos almacenados y un huevo depositado por una obrera, antes de depositar un huevo suyo en cada celdilla del panal de cría. Algunas de las especies depositan pistas olorosas hacia los alimentos. Las obreras de una forma, *Melipona quadrifasciata*, conducen a sus compañeras de nido hacia el objetivo con carreras zumbantes en zig-zag, que son casi tan sofisticadas como la danza contoneada de la abeja melífera (Esch, 1967a, b). A pesar de todas estas adaptaciones sociales, no hay contacto entre las abejas adultas pertenecientes a las abejas meliponinas y sus larvas. Al típico estilo de las abejas, las obreras aprovisionan por completo cada celdilla de crianza al principio, con polen y néctar. Tan pronto como la reina deposita un huevo en la celdilla, ésta es sellada por las obreras y abandonada. Cuando el huevo hace eclosión, la larva se alimenta de las provisiones que halla a su alrededor, crece a través de cada muda y pupa, gracias enteramente a sí misma. Su primer contacto con otros miembros de la colonia sobreviene cuando emerge de la celdilla como una obrera totalmente desarrollada y alada. En cuestión de horas, la joven abeja se embarca en una complicada serie de tareas que, en los dos o tres meses que dura su vida, incluyen construcción del nido, recolección de alimento, aprovisionamiento de las celdillas de crianza, e incluso a veces emigración hacia nuevos lugares de anidamiento. Estos actos parecen poco moldeados por la socialización. De hecho, cuando Nogueira-Neto (1950) introdujo abejas meliponinas en forma de pupa, en los nidos de otras especies, dejándolas alcanzar la fase adulta, procedieron a construir panales de crianza y otras estructuras del nido, de la forma característica de su propia especie, y no de la especie anfitriona.

La cara opuesta de la moneda de lo que sucede en las abejas sin aguijón, se encuentra en muchos insectos subsociales. En ellos existe un cuidado parental complejo y profundo, pero no una organización social adicional. La correlación negativa observada en las abejas se ve pues a salvo. Por ejemplo, los adultos de los géneros de coleópteros pertenecientes a los escotílidos *Gnathotrichus*, *Monarthrum* y *Xyloberus*, mantienen a sus jóvenes en «cunas», que son cortos divertículos de galerías principales cavadas en maderos muertos, y los alimentan con hongos especiales cultivados con este propósito. En *Monarthrum*, la pareja trabaja conjuntamente para excavar el nido y cuidar de la prole. La madre deposita los huevos de uno en uno en huecos excavados en las paredes de la galería principal, en lados opuestos paralelos a las vetas de la madera. De acuerdo con Hubbard (1897), los huevos son ligeramente envueltos en los huecos con astillas y micelio de los hongos próximos. Tan pronto como emergen las larvas, empiezan a comer los hongos de las astillas y a lanzar lo rechazado de las cunas. A medida que crecen, ensanchan las cunas mordiendo las paredes con sus mandíbulas y tragando las astillas de madera. Los fragmentos pasan a través de los intestinos sin digerir y quedan en las heces, cementándose con los amarillentos excrementos. Las bolitas son expulsadas de los nidos por las larvas y recogidas por la madre, quien las lleva hasta el jardín de hongos. La madre constantemente cuida de los jóvenes a través de su desarrollo. Tan pronto como los hongos crecen en las entradas de las cunas son consumidos, y ella los reemplaza con material fresco. La asociación termina tan pronto como las larvas pupan; la madre ya se habrá ido cuando los jóvenes emerjan de las cámaras.

La forma más avanzada de cuidado parental en los insectos subsociales es quizás la exhibida por los coleópteros del género *Necrophorus* (Pukowski, 1933; Niemitz y Krampe, 1972). En mayo, los adultos que han sobrevivido al invierno empiezan a buscar cuerpos muertos de pequeños vertebrados, como aves, ratones y musarañas. Si un macho halla un cadáver, adopta la postura de «llamada», alzando el extremo de su abdomen y liberando una feromona. La sustancia parece atraer sólo a las hembras de la misma especie. Si más de una pareja halla un solo cadáver —y en ocasiones lo hacen hasta diez— se

entabla una pelea, macho contra macho y hembra contra otra, hasta que sólo queda una pareja. Los ganadores excavan entonces el suelo por debajo o alrededor del cuerpo hasta sepultarlo parcialmente. Al mismo tiempo, mastican y manipulan el mismo hasta que adopta una forma predominantemente esférica y puede rodar hasta una madriguera excavada por debajo de él. Entonces los coleópteros sellan la madriguera desde abajo, enterrándose con la pared en putrefacción. La hembra procede a excavar una depresión en forma de cráter sobre la bola y a esparcir sus heces por la superficie. Cuando emergen las larvas, se aposentan en el cráter como muchos polluelos de las aves en el nido. Las observaciones de Pukowski muestran que también interactúan con los progenitores de forma muy parecida a los jóvenes de las aves altriciales. «A medida que la hembra se aproxima al cráter, la larva levanta la parte posterior de su cuerpo al unísono, por lo que sus patas se mueven en el aire. El coleóptero permanece directamente encima de la larva y golpea la bola de alimento o la larva con movimientos vibratorios de sus patas delanteras. Ahora, la hembra abre sus mandíbulas y una de las larvas inserta velozmente su cabeza entre ellas y la ajusta en la boca abierta. Si las circunstancias son favorables, puede verse un líquido oscuro fluyendo de la boca materna hacia la de la larva. Al cabo de unos pocos segundos, el coleóptero se retira e intenta repetir la operación en la cabeza de otra larva. Sin lugar a dudas, la prole está siendo alimentada por la hembra». Niemitz y Krampe han demostrado además que el adulto alerta a la larva con un característico sonido chirriante.

Cuando las larvas de *Necrophorus* cuentan sólo con cinco o seis horas de vida, empiezan a alimentarse directamente de la bola en putrefacción. Sin embargo, siguen recibiendo alimento regurgitado de la madre a intervalos irregulares, y durante algún tiempo después de cada muda, dependen por completo de esta fuente nutritiva. Si la madre es retirada mientras las larvas son inmaduras, empiezan a pupar, pero son incapaces de completar la transformación. En dos de las seis especies europeas que han sido estudiadas *(N. germanicus* y *N. vespilloides)*, el macho ayuda a su pareja en la alimentación de los jóvenes, aún cuando sea menos activo que ella. A pesar de las estrechas interacciones de los adultos con las larvas, no llegan a ver cómo su descendencia emerge de las pupas. Por lo que sabemos, el gran desarrollo del cuidado parental en este y en otros grupos de coleópteros, nunca ha conducido al origen de un nivel de organización social comparable al de los termes más primitivos e Hymenoptera eusociales, o sea a la cooperación entre miembros de dos o más generaciones (von Lengerken, 1954; Wilson, 1971a).

CUIDADO PARENTAL Y EVOLUCIÓN SOCIAL EN LOS PRIMATES

Para ilustrar la más ordenada relación que existe entre cuidado de la descendencia y organización social en los mamíferos, no podemos hacer nada mejor que examinar los extremos dentro de los primates. Los tupaias, que forman la familia de los Tupaiidae, son tan primitivos que su consideración como primates ha sido discutida, prefiriendo algunos autores situarlos entre los Insectivora próximos a los macroscelídidos (musarañas elefante). Sin embargo, el peso de la evidencia, en su mayor parte osteológica y serológica, indica que se ajustan más, de no estar en la línea directa del origen de los primates. Los tupaias resulta que presentan una simple pero muy peculiar forma de cuidado parental, caracterizada por el absentismo de la parte de la madre. Martin (1968) fue capaz de seguir el ciclo completo de crianza en seis parejas de *Tupaia glis belangeri,* bajo condiciones seminaturales. Los lazos sexuales de la pareja son fuertes, y el macho señaliza tanto a la hembra como a la jaula con sustancia olorosa. El primero y la segunda duermen juntos en un nido construido en su mayor parte por el macho. Cuando la hembra queda preñada, construye un segundo nido, donde más tarde alumbrará a sus pequeños. El número de ellos es típicamente de dos. La madre pronto deja a las indefensas crías y regresa al primer nido para reunirse con el macho. Después visita el nido de crianza sólo cada 48 horas. Las crías recorren uno tras otro sus seis pezones de forma no sistemática. Al cabo de unos pocos minutos, la madre se libra de ellos y se marcha. Los jóvenes se asean a sí mismos y, presumiblemente, limpian el nido de sus heces. Los adultos no los recuperan cuando son abandonados fuera del nido, y las crías no emiten llamadas de aflicción. Incluso al ser recogidos, no asumen la postura de enroscamiento de muchas crías de mamífero, para ayudar a sus progenitores durante el transporte. Los padres tupaia son repelidos por el olor de la orina de las crías; en una ocasión, cuando los jóvenes nacieron en el nido de éstos, los adultos se mudaron al siguiente día. Los padres forzados a permanecer demasiado cerca de los jóvenes a menudo los matan y devoran. Cuando cuentan alrededor de 33 días, los jóvenes tupaias empiezan a salir del nido para efectuar cortos viajes en busca de comida, y el ritmo de las visitas maternas empieza a romperse de forma gradual. Al principio, los jóvenes vuelven a su propio nido por la noche y cuando se asustan, pero al cabo de 3 días se inclinan por el nido de los padres. La madurez sexual se alcanza hacia los 90 días de edad. Después, los jóvenes evidentemente se esparcen para hallar parejas y territorios propios. Existe al menos alguna variación en el comportamiento materno dentro del género. Sorenson (1970) halló que las hembras de *T. (Lyonogale) tana,* visitan y amamantan a sus pequeños dos veces al día.

Aunque un bajo nivel de cuidado parental fuera indudablemente primitivo en los primeros mamíferos, quedan cuestiones como el hecho de que el notable sistema de absentismo de *Tupaia* sea realmente básico, o represente una adaptación especial y secundaria. Martin cree que el absentismo es primitivo y que el nido de crianza es el paso primero e imperfecto en la elaboración del cuidado parental. De acuerdo con esta hipótesis, aseo, limpieza del nido, transporte de los infantes y protec-

ción de los jóvenes serían etapas añadidas en ulteriores linajes de primates. La hipótesis alternativa sería la de que *Tupaia* ha descartado algunos o todos estos mecanismos como adaptaciones secundarias, para separar lo más posible a los progenitores de los jóvenes. ¿Cuáles serían las bases de semejante segregación? La ventaja principal es que la mayoría de actividades de la madre no conducirían a los depredadores hacia los jóvenes, pudiendo incluso apartarlos de ellos. Pero como Martin ha argüido, hay muchas desventajas para el absentismo. Los jóvenes se ven privados del calor de los padres y de su continua protección de aquellos depredadores que los adultos pueden repeler. Además, un depredador que localice a su presa por el olfato, tendrá menos problemas en hacerlo con un nido sucio.

Si el absentismo es un modelo primitivo, debería aparecer regularmente en otros grupos de mamíferos juzgados como primitivos desde un punto de vista anatómico. Sin ir más lejos, un modelo muy similar al de *Tupaia* ha sido descrito sólo en los conejos, particularmente en la especie europea *Oryctolagus cuniculus* (Deutsch, 1957; Mykytowycz, 1959). Algún tipo de absentismo lo presentan las madres de ciertos ungulados, como la gacela de Grant y el alce (Ewer, 1968; M. Altmann, 1963); el león marino de Steller, así como *Callorhinus alascanus*, y posiblemente otros pinnípedos (Bartholomew, 1959; Peterson y Bartholomew, 1967); y muchos tipos de murciélagos (Novick, 1969). En cada caso, sin embargo, el modelo es distinto de los de *Tupaia* y *Oryctolagus*, mientras que el comportamiento es con claridad una adaptación secundaria de especiales circunstancias ambientales. Volviendo a los insectívoros, que contienen muchos de los más primitivos de los mamíferos enterios vivientes, vemos que con la excepción de los Macroscelididae, la mayoría o todas las especies conocidas tienen jóvenes altriciales que están estrechamente vigilados por las madres en un solo nido (Crowcroft, 1957; Eisenberg, 1966; Eisenberg y Gould, 1970). Las crías de los macroscelídidos, a diferencia de las de los tupaíidos, son precoces. Así pues, la hipótesis de que el absentismo parental es primitivo no se ve favorecida por la evidencia filogenética. Pero a pesar de todo, sigue siendo cierto que las tupaias proporcionan un mínimo de oportunidades para la sociabilidad de su prole, y esta condición está asociada con la existencia casi solitaria de los adultos. Aproximadamente el mismo nivel de existencia solitaria se da en conjunción con el simple cuidado maternal, en algunos otros grupos de primates anatómicamente primitivos, incluyendo a tarseros, lemures enanos *(Cheirogaleus)*, y probablemente el aye-aye *(Daubentonia madagascariensis)* (Napier y Napier, 1967; Petter y Petter, 1967).

Por encima de este nivel inferior, existen grados evolutivos superiores del cuidado parental que pueden correlacionarse con otros parámetros intuitivamente aplicables a la organización social. Sería prematuro intentar definir estos grados con alguna precisión. Los estudios ontogénicos sobre las relaciones paterno-filiales son perseguidos en la actualidad en muchas especies de primates, y los datos conducirán con el tiempo a una síntesis apropiada y dilucidadora por parte de los expertos. La breve generalización siguiente quizás sea lo mejor que puede hacerse. La Regla de Cope se mantiene más o menos entre los primates: ha existido un aumento gradual completo en el tamaño corporal a través del tiempo geológico, con unas pocas líneas filéticas que han invertido el proceso y han llegado a ser menores. A medida que aumenta el tamaño, se alargan la longevidad y los períodos de gestación e inmadurez (véase la tabla 16-2). Muy en relación a esto, hay tres etoclinas que pueden discernirse por comparación con las especies mejor estudiadas: 1) el grado de socialización aumenta, y en particular, los jóvenes se hacen más dependientes del aprendizaje para la adquisición y perfeccionamiento de los actos sociales (véase también el capítulo 7); 2) los comportamientos involucrados en las interacciones paterno-filiales se hacen más numerosos, y las interacciones más frecuentes; 3) el círculo de miembros del grupo implicados en la socialización de la cría se amplía, y los cuidados otorgados por miembros del grupo que no sean los padres se hacen extensivos y complejos. Los grados evolutivos pueden definirse como líneas horizontales trazadas entre puntos más o menos correlacionados de las distintas etoclinas.

Tabla 16-2

Duración de períodos vitales en siete especies de primates, que ilustra la tendencia general a aumentar dentro del orden. (De Napier y Napier, 1967.)

Especie	Período de gestación (días)	Fase infantil (años)	Fase juvenil (años)	Fase adulta (años)	Duración de la vida (años)
Lémur	126	¾	1¾	11+	14
Macaco rhesus	168	1½	6	20	27-28
Gibón	210	2(?)	6½	20+	30+
Orangután	275	3½	7	20+	30+
Chimpancé	225	3	7	30	40
Gorila	265	3+	7+	25	35(?)
Hombre	266	6	14	50+	70-75

El grado más elevado por debajo del ser humano está ocupado por el chimpancé. El desarrollo de un joven de estos animales ha sido estudiado en grupos cautivos por muchos investigadores, incluyendo a R. M. Yerkes y asociados (Yerkes, 1943), Mason y Berckson (1962) y otros. Pero los estudios principales al respecto proceden de Jane van Lawick-Goodall (1967; 1968a, b; 1971) con la población salvaje del Parque Nacional del Gombe Stream, en Tanzania. El principal resultado de la búsqueda de Lawick-Goodall ha sido mostrar hasta qué punto el desarrollo social de los jóvenes chimpancés es sutil, complicado e incluso parecido al del ser humano. El proceso se refiere a un período poco superior a diez años. En esencia, consiste en una lenta ganancia de competencia locomotriz, durante la que el joven deja a la madre a intervalos cada vez mayores, para explorar el ambiente, manipular los objetos y jugar con otros miembros de la tropa. Al principio, los más jóvenes son ampliamente tolerados por los adultos que hallan, y sus amigables respuestas contribuyen a una importante parte de su socialización. Pero a medida que se acercan a la madurez, empiezan a recibir desaires de los mayores. Se intensifican las interacciones agresivas a medida que los chimpancés hallan a continuación la vía hacia la jerarquía de los adultos. Aun cuando la madre rechace suavemente los intentos de los más jóvenes de amamantarse durante el período del destete, sigue siendo un aliado y un consuelo a través de su adolescencia.

El chimpancé recién nacido está casi tan indefenso como un ser humano en las mismas circunstancias. En los primeros días es sostenido casi continuamente por la madre. Sus ojos no parecen estar abiertos, y sus únicos movimientos consisten en dirigir la cabeza hacia la búsqueda del pezón. Hacia finales de la segunda semana, la cría de chimpancé puede tomar objetos con sus manos, así como empujar en ambas direcciones. Hacia las 7-10 semanas, evidentemente ve los objetos con claridad, pues empieza a alcanzar con sus manos las hojas próximas y el rostro de su madre. Luego empieza a arrastrarse alrededor del cuerpo de la madre, intentando alejarse de ella agarrándose a las ramitas y otros objetos y empujando hacia ellos. La madre frecuentemente juega con la cría. A las 16-24 semanas, la cría rompe su dependencia física total con la madre. Lame y chupa pequeños alimentos sólidos, da sus primeros pasos a cuatro patas y trepa por pequeñas ramas. En este período, el desarrollo motor del chimpancé se ha acelerado hasta más allá del ser humano.

Durante el resto del primer año de su vida, el joven chimpancé perfecciona sus movimientos locomotores y la manipulación de los objetos. Su medio social se expande a medida que deja a su madre para ser acariciado o aseado por otros adultos, y para jugar con crías mayores, jóvenes y adolescentes. La cría también «saluda» a otros miembros de la tropa que se le aproximan. Durante su segundo año de vida, muestra las posturas y gestos ritualizados. En la etapa final de la infancia, que va desde los dos y medio hasta los tres años, el joven chimpancé es destetado. Con creciente frecuencia la madre rechaza ahora sus intentos de amamantarse. Por primera vez se ve cómo los adultos rehúyen ocasionalmente las aproximaciones del más joven, y éste se hace más cauteloso.

El estadio juvenil, que empieza hacia el final del tercer año, es definido por Lawick-Goodall como aquel en que el chimpancé ya no mama ni monta en la espalda de su madre, pero aún no está sexualmente maduro. El joven hace su propio nido, pero continúa moviéndose con su madre durante la mayor parte de sus horas en vela. Los rechazos por parte de los individuos mayores se hacen cada vez más severos, forzando reajustes sociales de capital importancia. Con la venida de la madurez sexual —«adolescencia»— el chimpancé empieza una larga iniciación en la sociedad completamente adulta. Sus relaciones se hacen más estables, y sus acciones llegan a ser más delimitadas y cautas. Como en los seres humanos, la transición hacia la madurez completa se produce de forma gradual a través de los años.

OTRAS ONTOGENIAS ANIMALES

La ontogenia es por lo corriente uno de los diversos temas más activamente perseguidos del comportamiento animal. Su estudio todavía se encuentra en una etapa primariamente descriptiva y nomotética-cambiante, creativa y difusa. Lehrman y Rosenblatt (1971) captaron la forma estableciendo lo siguiente:

> En el estudio del desarrollo del comportamiento, como en el de otros aspectos de la biología del mismo, no es posible ni necesario estar de acuerdo acerca de una sola formulación de *los* problemas principales, con el propósito de definir y delimitar las vías que deben seguirse en la investigación científica. La diversidad de aproximaciones conceptuales y metodológicas (y de técnicas de investigación), sólo se ve limitada por la capacidad de los investigadores en percibir las nuevas relaciones y formular nuevas cuestiones sobre ellas.

Necesariamente, buena parte de este esfuerzo se centra en las interacciones paterno-filiales. Además de los ejemplos referentes a insectos y primates descritos en secciones previas, las siguientes especies constituyen paradigmas de las relaciones paterno-filiales: la tórtola común *Streptopelia risoria* (Lehrman, 1965; Wortis (1969), el gallo de la jungla asiática y su derivado, la gallina doméstica *Gallus gallus* (McBride y col., 1969), la rata de laboratorio *Rattus norvegicus* (Rosenblatt y Lehrman, 1963; Rosenblatt, 1965), el alce *Alces alces* y el ciervo ivapití *Cervus canadensis* (Margaret Altmann, 1960, 1963), el reno *Rangifer tarandus* (Espmark, 1971), el gato doméstico *Felis domestica* (Schneirla y col., 1963; Rosenblatt, 1972), el león (Schaller, 1972), el lobo *Canis lupus* (Woolpy, 1968b), el perro salvaje africano *Lycaon pictus* (H. y Jane van Lawick-Goodall, 1971), los langures *Presbytis entellus* y *P. Johnii* (Jay, 1963; Poirier, 1970a, 1972), cercopiteco de cara negra *Cercopithecus aethiops* (Struhsaker, 1967a, b; Lancaster, 1971), babuinos (DeVore, 1963a; Kummer, 1968; Ransom y Rowell, 1972), el gorila (Schaller, 1963), y el macaco rhesus *Macaca*

mulatta (Kaufmann, 1966; Rosenblum, 1971a; Rowell, 1972; Hinde, 1974; véase también la revisión del capítulo 7). Revisiones generales sobre la ontogenia de las relaciones de los mamíferos son proporcionadas por Moltz (1971) y Poirier (1972). Quedan por realizarse estudios comparables sobre los insectos sociales.

Aunque los estudios con vertebrados se vean marcados por el eclecticismo, como dijeran Rosenblatt y Lehrman, buena parte del trabajo se ve motivada por algunos temas importantes, aunque implícitos. Uno es el ambientalismo. El fondo de la mayoría de investigaciones es la antropología o la psicología experimental, donde existe una desviación a asignar tanta variación intraespecífica como sea posible de los rasgos del comportamiento a las influencias ambientales. No hay nada malo en esta actitud; puede ser totalmente heurística en tanto en cuanto se mantenga explícita. La desviación da como resultado una determinada indagación para catalogar y sopesar todos los factores ambientales posibles, una parte de los cuales se manifiestan en estudios naturalistas sobre poblaciones que se distribuyen en libertad, y otros se muestran sólo cuando sus efectos son magnificados a través de manipulaciones experimentales. La genética del comportamiento se halla a un nivel de análisis parental (véase a McClearn y DeFries, 1973). Los estudios evolutivos también son muy elementales, consistentes en su mayoría en la deducción de dendrogramas de conjuntos particulares de comportamientos, pero que carecen de referencias a las modernas técnicas de análisis filogenético utilizadas por los sistemáticos.

El tema del ambientalismo se deriva de otro aún más defendible que el de la importancia de los estudios comparativos para la psicología social del desarrollo en los seres humanos. Existe la esperanza de que se hallen los homólogos y análogos del comportamiento capaces de arrojar luz sobre el comportamiento humano. Por esta razón, muchos de los mejores estudios de las ontogenias paterno-filiales son completamente clínicos en detalle, de forma literal. Meticulosamente persiguen los finos detalles de la variación entre individuos, incluyendo las anormalidades inducidas experimentalmente. Los biólogos evolutivos están tentados a considerar alguna de esta variación como ruido del desarrollo, siendo probable que se excedan en la simplificación incorporándola a una medida cuantitativa de la dispersión estadística. Los psicólogos del desarrollo no pueden alejarse demasiado del camino correcto; es mejor tener demasiada información que muy poca, especialmente cuando una disciplina apenas ha definido sus cuestiones. Mientras tanto, los ambientalistas y evolucionistas deberían estar de acuerdo en un punto importante: cuando las relaciones paterno-filiales afectan regularmente a la estructura de las sociedades, merecen especial atención como mecanismos a nivel de grupo. El que los mecanismos sean auténticas adaptaciones a nivel de grupo, o el resultado accidental de la adaptación individual es una versión más de la cuestión central del nivel de la selección natural, que ya ha sido discutida en los capítulos 5 y 14.

CUIDADO ALOPARENTAL

Cuando otros miembros de la sociedad ayudan al padre en el cuidado de la descendencia, se aumenta enormemente el potencial de la evolución social. La socialización de los individuos puede modelarse de nuevas formas, pueden alterarse los sistemas de dominación y pueden olvidarse las alianzas. El término «tía» fue usado por Rowell y col. (1964) para designar a cualquier primate hembra distinto de la madre, que cuida de los jóvenes animales. No estaba implicada ninguna relación genética; la inspiración está en la británica «tiita», o mujer muy amiga de la familia. El término paralelo «tío» fue sugerido por Itani (1959) para el macho equivalente asociado en las sociedades de macacos. Desde el preciso instante en que ambas expresiones deben acompañarse de la exclusión de cualquier relación necesariamente hereditaria, parece más útil emplear el término neutro de *alopariente* (o ayudante) y el de *cuidado aloparental*. Pueden usarse entonces los términos «alomaternal» y «alopaternal» para distinguir el sexo del ayudante.

El cuidado aloparental está limitado en su mayor parte a las sociedades animales avanzadas. Por ejemplo, es el esencial rasgo de comportamiento de los insectos sociales superiores, o sea, la forma de altruismo mostrada por las castas estériles de las obreras. En al menos 60 especies de aves, incluyendo a arrendajos, chochines y otros, los adultos jóvenes ayudan a los padres a criar a sus hermanos menores (véase el capítulo 22). Cuando los eideres *(Somateria mollissima)* migran, las madres y su descendencia a menudo se reúnen con hembras estériles cuyo comportamiento se parece mucho al de las madres. Fraser Darling (1938), que fue el descubridor del fenómeno, denominó a estos individuos «tiitas», mucho antes de que el término se introdujera en los estudios de primates. Entre los mamíferos, el fenómeno se ha observado en marsopas *(Tursiops)*, así como en elefantes tanto africanos como asiáticos (Eisenberg, 1966). Pero el cuidado aloparental se ve más ricamente expresado en los primates. Se ha registrado en lémures *(Lemur catta, Propithecus verreauxi)*, monos del Nuevo Mundo *(Lagothrix lagothricha, Saimiri sciureus)*, monos del Viejo Mundo (especies de *Cercopithecus, Colobus, Macaca, Papio y Presbytis*), y chimpancés (véase DuMond, 1968; Spencer-Booth, 1970; Lancaster, 1971; A. Jolly, 1972a; Rowell, 1972; y en especial, la revisión general de Hrdy, 1974).

Dentro de especies de primates en particular, existen importantes diferencias entre aloparientes masculinos y femeninos. Las hembras generalmente restringen sus esfuerzos al mimo de las crías, al juego y a las actividades de «niñera»; los machos no sólo desempeñan estos papeles sino que, bajo diversas condiciones, también se afilian con las crías como futuros consortes sexuales, y las explotan como objetos conciliatorios durante los encuentros con otros machos. La evidencia sugiere que la función del comportamiento generalmente difiere en machos y hembras, y en el caso de los machos auxiliares varía grandemente de una a otra especie. Así pues, el cuidado aloparental, al igual que muchos otros modelos de comporta-

miento social, constituye una heterogénea categoría que sólo puede entenderse con referencia a la historia natural de las especies en particular.

El comportamiento alomaternal ha sido particularmente bien estudiado en el macaco rhesus. Rowell y col. (1964) hallaron que las hembras adultas se ven atraídas por los recién nacidos de las otras, examinándolos con atención y esforzándose en tocarlos. Esta exploración es cauta al principio, y la madre generalmente la repele con muestras típicamente agresivas. Las hembras usan entonces un subterfugio aparente para efectuar la aproximación. Se acercan a la madre mientras pretenden buscar comida, o asea a la misma hasta que está lo bastante distraída, desviando entonces su atención hacia la cría. Cuando los más jóvenes llegan a ser lo bastante independientes como para alejarse por cortos períodos, las alomadres responden con una curiosa mezcla de atenciones maternales y sexuales. Se agachan sobre el pequeño, lo rodean con sus brazos como si lo fueran a recoger, y en ocasiones tocan su cabeza con el hocico. También los toman y los mantienen sobre su vientre, o parece que intentan montarlos sexualmente mientras ejecutan acometidas pélvicas. En su momento, las alomadres empiezan a jugar con la cría de forma suave, agachándose con la boca abierta, abrazándolo y tirando suavemente de sus brazos. Raras veces inician el intercambio desordenado y molesto que caracteriza al juego entre los jóvenes macacos rhesus. Las hembras observadas por Rowell y asociados también asumen un papel protector:

> A medida que crecían las crías, las tías los vigilaban cuando ensayaban nuevos actos físicos y rondaban ansiosamente en las proximidades, lanzándose al rescate si era necesario. Parecían estar al tanto de los peligros de los jóvenes; por ejemplo, mostrando cuidado en la utilización de la pesada puerta oscilante que conectaba ambas partes del recinto si los jóvenes estaban cerca, y manteniéndola ocasionalmente abierta para que una cría pudiera trepar. Cuando una cría se aproximaba al observador, una tía en ocasiones amenazaba, con el resultado de que ésta se alejaba, y en unas pocas ocasiones, una tía castigó a una madre que se había portado agresivamente con una cría.

Eventualmente, la madre llega a confiar en las hembras y a utilizarlas como niñeras mientras realiza viajes en búsqueda de comida. La mayor parte del tiempo, sin embargo, los ayudantes sólo sirven de centinelas para dar la alarma.

Los detalles del cuidado alomaternal varían en gran medida entre las especies de primates, incluso dentro de los cercopitecoides. Un langur madre *(Presbytis entellus)* deja que otras hembras manejen a su pequeño al cabo de varias horas del nacimiento, de hecho, tan pronto como está seco. Hasta ocho individuos pueden llegar a llevarlo de un lado a otro durante el primer día (Jay, 1965). Los babuinos son más restrictivos. Las hembras luchan con las madres para tener acceso a las crías, y algunas de rango superior las acosan repetidamente en sus esfuerzos por obtener este privilegio. Algunas incluso se convierten en «ladronas de crías». En otras especies de *Cercopithecus*, el cuidado alomaternal se limita a las hembras adolescentes y que todavía no han tenido hijos. Las madres experimentadas prestan poca atención a las crías de las otras (Rowell, 1972). En contraste, las madres de *Lemur catta* sólo permiten que otras madres manejen a sus crías (Jolly, 1966). Los macacos y los chimpancés son matrifocales en la elección de ayudantes, concediéndose muchas preferencias a las hembras mayores hermanas de la cría. Otros primates del Viejo Mundo son relativamente flexibles. Lancaster halló que en cercopitecos de cara negra, la cantidad de acceso está determinada más por la permisividad general de la madre, que por el grado de relación genética.

¿Por qué cuidan las hembras de la prole de las otras, y por qué toleran las madres semejante comportamiento? Existen explicaciones totalmente plausibles para los actos de ambos participantes. En primer lugar, las hembras jóvenes que manejan a las crías, ganan experiencia como madres antes de acceder a la maternidad. Gartlan (1969) y Lancaster (1971) han argüido que a pesar de que el cuidado maternal pueda poseer componentes básicos innatos, es una actividad lo bastante compleja, y físicamente difícil, que requiere práctica. Desde este punto de vista, el jugar a ser madre es uno de los episodios finales del proceso de socialización. La evidencia importante quizás sea algo equívoca, pero en su totalidad parece apoyar la hipótesis en referencia a por lo menos, unas pocas especies de primates. De las siete hembras de langur que observó Phyllis Jay cometer negligencias con las crías, todas eran muy jóvenes, y en cuatro casos conocidos, nunca habían dado a luz. De forma similar, los cercopitecos de cara negra hembras vistas por Gartlan transportando crías al revés o en cualquier otra posición, apenas estaban del todo crecidas. La experiencia crucial parece ser el contacto con otros animales, incluyendo a las crías, antes que la primiparidad. Cuando las hembras de monos y chimpancés se crían en la naturaleza, su competencia en cuidar de la primera prole es evidentemente tan elevada como debiera serlo siempre. En los rhesus, por ejemplo, las madres primíparas son más ansiosas en cuanto a costumbres, y rechazan a las crías con menos firmeza que las multíparas, pero son equivalentes en cuanto a la forma de recuperar, restringir, acunar y amamantarlas (Seay, 1966). Cuando las hembras son criadas en grados diversos de aislamiento social, sin embargo, sus respuestas iniciales son mucho menos adecuadas, y sólo en alumbramientos posteriores se aproximan a la normalidad. Los macacos rhesus criados con madres artificiales por Harlow y sus compañeros de trabajo, rechazaron y maltrataron a sus primeros descendientes de forma que habría sido fatal para la mayoría. Pero de seis de estos individuos, cinco cuidaron adecuadamente a sus segundas crías (Harlow y col., 1966). Una gorila cautiva que había matado a su primer hijo, cuidó del segundo (Schaller, 1963). Mejoras similares con la experiencia se han informado en chimpancés (van Lawick-Goodall, 1969).

Una segunda línea de evidencia que apoya la hipótesis del aprendizaje de la madre, es el hecho de que las especies donde

el cuidado alomaternal es más prominente, e incluso en aquellas en que se da con menor frecuencia, el comportamiento se ostenta principalmente por parte de hembras juveniles y subadultas. De los 347 contactos alomaternales registrados en cercopitecos de cara negra por Lancaster, 295 fueron iniciados por hembras vírgenes de edades comprendidas entre uno y tres años; los 52 restantes involucraron hembras de tres años o mayores que ya eran madres experimentadas. En poblaciones de macacos rhesus en cautividad, las hembras de dos años son la clase más activa alomaternalmente. Los individuos que nunca han dado a luz, son más indecisos que las madres experimentadas al aproximarse a los infantes, pero no obstante inician contactos con una elevada proporción (Spencer-Booth, 1968).

Así pues, la evidencia se ajusta a la hipótesis del aprendizaje de la madre, pero aún no puede decirse que la demuestre. Pero si convenimos en que las alomadres son beneficiosas de esta forma, ¿por qué deberían tolerarlo las auténticas madres? Las madres puede esperarse que pierdan eficacia poniendo a sus hijos en manos incompetentes. Una razón para aceptar el riesgo podría ser la selección del parentesco. Permitiendo a las hijas, sobrinas y otras familiares próximas practicar con sus hijos, las madres pueden mejorar su eficacia inclusiva a través de la proliferación de parientes adicionales, cuando los propios se dedican a su descendencia. Semejante selección no funciona si los hijos usados en las prácticas son dañados tanto como las primeras crías de las hembras carentes de experiencia, por lo que en este caso, la madre estará negociando con una cría con $r = \frac{1}{2}$ de beneficio potencial, por otro (aún no nato) con $r = \frac{1}{4}$, o menos. En la práctica, sin embargo, no hay razón para esperar ni siquiera este negocio. En la mayor parte de especies de primates, las madres no prestan a sus hijos al cuidado alomaternal, hasta que el comportamiento de los pequeños se haya desarrollado de alguna forma. Incluso entonces, la madre permanece alerta, rayando a veces en la agresividad, permitiendo que la cría sea guardada sólo durante cortos períodos de tiempo. En otras palabras, las ayudantes alomaternales pueden practicar con las crías sin ponerlas en peligro, casi como si de ellas fuera toda la responsabilidad. La hipótesis de la selección del parentesco podría someterse a prueba estableciendo los grados de relación de madres y ayudantes, pero hasta el momento, los datos no bastan (Sarah Blaffer Hrdy, comunicación personal).

Pueden aumentarse las ventajas para la madre. Se pueden concebir circunstancias en que una cría sea salvada por el cuidado alomaternal cuando la madre esté enferma, lesionada o temporalmente apartada de la tropa. Así pues, las ayudantes servirían de nodrizas de emergencia, raras veces usadas pero de importancia vital en circunstancias excepcionales. Incluso en circunstancias normales, la utilización de las auxiliares como niñeras libera a las madres cuando hay que buscar comida. Entre los langures Nilgiri (Poirier, 1968), cercopitecos de cara negra (Lancaster, 1971), patas y macacos rhesus (Hrdy, 1974), la madre deposita a menudo a su hijo cerca de otra hembra, antes de marcharse a comer a cierta distancia.

Finalmente, el cuidado alomaternal puede conducir a alianzas entre hembras que son útiles para una de ellas, o para ambas. Las madres rhesus generalmente permiten que sólo las hembras subordinadas manejen a sus crías. En consecuencia, cualquier ventaja pertenecerá a las ayudantes, lo que pudiera ser la razón de su persistencia en esta especie, frente a la primera resistencia de las madres. Sin embargo, el que estas relaciones conduzcan de forma regular a elevaciones en el rango en esta, y también en otras especies de primates, ya sea unilateralmente o recíprocamente, es algo que todavía no se conoce.

Debido a que las sociedades de primates son usualmente matrifocales, la paternidad de las crías no puede determinarse mediante la observación casual de las poblaciones salvajes. En consecuencia, el auténtico cuidado paternal es difícil de separar del alopaternal, y la mayoría de veces no hay razón para esperar que los mismos machos conozcan la diferencia. Pero la variación en la forma del cuidado entre las especies de primates sugiere intensamente que existe una clara distinción entre los comportamientos paternal y alopaternal. En las especies caracterizadas por la presencia de un solo macho en la tropa, o al menos uno o muy pocos dominantes con probabilidades de ser los padres, los machos tienden a mostrar una solicitud casi maternal hacia las crías. En un extremo, el macho del tití *(Callithrix)* acarrea a los gemelos que constituyen su descendencia hasta que sus pesos combinados igualan al suyo propio, devolviéndolos a la madre sólo para comer. El macho de siamang *(Symphalangus syndactylus)* duerme con el joven, mientras que la madre lo hace con la cría. Durante el día hay una conmutación, y el macho lleva a la cría mientras que la familia busca alimento (A. Jolly, 1972a). En algunas tropas de macacos japoneses, los machos dominantes se asocian rutinariamente con los jóvenes de un año, mientras las madres se ocupan de los recién nacidos (Itani, 1959). En su estudio a largo plazo sobre los papiones oliva *(Papio anubis)* en Ishasha, Ransom y Ransom (1971) hallaron que el cuidado masculino más intensivo de las crías se producía cuando un macho adulto formaba una estrecha relación de maritaje con una hembra multípara, siendo probablemente el padre de la descendencia más joven. De seis de estos machos observados por los Ransom, uno era muy viejo, mientras que otro apenas había alcanzado la madurez y aún era un miembro periférico de la tropa. Los otros cuatro eran machos con rango en o cerca de la juventud. Incluso allí donde el cuidado cuasi-maternal por parte de los machos es raro o ausente, el macho único o dominante típicamente protege a las crías en momentos de peligro. Esto es cierto en los patas machos, quienes ejecutan ostentaciones de distracción hacia los depredadores para alejarlos de las tropas, así como de los langures machos, que han sido observados apresurándose a defender a las crías afligidas (McCann, 1934; DuMond, 1968).

En situaciones en que es menos probable que los machos sean los padres, las formas de interacciones son distintas y

parecen servir a otros fines. En las tropas de babuinos verdes estudiadas por los Ransom, los machos jóvenes toman mucho interés en la descendencia femenina de las hembras de bajo rango. Existe la posibilidad de que este tipo de afiliación conduzca a la formación de maridajes y a apareamientos más satisfactorios, por parte de los machos subordinados. Podría valer la misma explicación para peculiares modelos observados en los macacos japoneses por investigadores del Japanese Monker Center. Mientras que los machos que cuidaban a las crías de un año no mostraban preferencias por el sexo, los que cuidaban a jóvenes de dos años preferían a las hembras. El mecanismo se halla completamente en el otro extremo en el caso de los papiones sagrados, quienes adoptan a hembras juveniles con el fin de sumarlas a su harén (Kummer, 1968).

Una segunda forma de comportamiento paternal que no deja lugar a dudas, es lo que Deag y Crook (1971) han denominado «amortiguación agonística». Se ha observado a menudo que la presencia de crías inhibe la agresión entre miembros adultos de las tropas de primates. Por ejemplo, van Lawick-Goodall (1967) observó que los chimpancés madre son atacados mucho menos a menudo y con menor intensidad, cuando llevan crías a sus espaldas, que cuando son transportadas en una posición ventral, menos visible. Entre los cercopitécidos agresivamente organizados, las madres que llevan a los pequeños son en general las que tienen menos probabilidades de ser atacadas por otros adultos. Esta tendencia ha sido usada por los machos de unas pocas especies, quienes recogen y transportan a las crías como un seguro, cuando se aproximan los machos de rango superior que ordinariamente los rechazarían. Una forma extrema de amortiguamiento agonístico es la practicada por el macaco berberisco *Macaca sylvanus*. Como Deag y Crook observaron, a menudo un macho subordinado recoge a una cría, la mantiene en una mano, y corre hasta 40 m hacia otro macho, al cual se le presenta la cría. El macho subordinado asume a continuación una postura sexual seudofemenina, y el dominante lo monta mientras coge a la cría con la boca o la aparta a un lado. En ocasiones, la cría es simplemente recogida por uno de los monos y situada en una posición intermedia del terreno. Itani (1959) informó de una similar utilización de las crías como «pasaportes», por parte de los macacos japoneses. De acuerdo con los Ransom, los machos de babuinos anubis se sitúan a menudo cerca de las crías en momentos de tensión, y en pocas situaciones las llevan sobre sus estómagos o espaldas. Los machos del langur *Presbytis johnii* han sido observados insinuándose a tropas extrañas asociándose primero con crías y jóvenes. En una ocasión observada por Poirier (1968), una banda de tres machos jugó casi exclusivamente con una cría mayor. Una vez que se ganaron la aceptación, el miembro dominante del trío abandonó al joven. De acuerdo con Struhsaker (citado por Mitchell, 1969), los cercopitecos de cara negra machos utilizan una estratagema similar para penetrar en las tropas extrañas.

ADOPCIÓN

Aunque el cuidado alomaternal se halle ampliamente extendido entre los primates, sólo bajo circunstancias especiales conduce a la plena adopción de crías extrañas. En particular, las madres que están amamantando a sus propios hijos (y que son más capaces de criar a huérfanos) son típicamente hostiles hacia las crías extrañas que intentan aproximarse a ellas. Una posible excepción es el langur *Presbytis johnii*. Las hembras en período de lactancia respondían permisivamente a otras crías, hecho observado por Poirier (1968). Cuando más de una cría luchaba por el acceso a un pezón, las madres no mostraban preferencia por su propia prole. Incluso en especies con hembras agresivas, rara vez los huérfanos son dejados en la inanición. Los macacos hembras que han perdido a sus crías, aceptan rápidamente a otras, pudiendo llegar incluso a secuestrarlas (Itani, 1959; Rowell, 1963). Ya que es más probable que las madres pierdan a sus hijos que viceversa, es posible que los huérfanos hallen una voluntariosa madre adoptiva. Incluso en el caso de que no hubiera ninguna disponible, otras hembras serían capaces de desempeñar el papel con propiedad. Cuando las hembras de macaco rhesus en cautividad eran inducidas a adoptar crías bajo condiciones experimentales, empezaban a producir leche en apariencia normal (Hansen, 1966). Las madres adoptivas observadas en cautividad en el macaco rhesus, usualmente servían en primera instancia como ayudantes. Esta circunstancia hace que sea más probable que un pariente adopte a una cría huérfana que en la naturaleza. Van Lawick-Goodall (1968a) registró tres casos de adopción en chimpancés salvajes del Parque Nacional del Gombe Stream, dos por parte de hermanas juveniles mayores y uno por un hermano de más edad. De forma similar, las madres adoptivas observadas por Sade (1965) en las poblaciones feroces de rhesus en Cayo Santiago, fueron hermanas mayores.

La adopción puede producirse en las hormigas como resultado de la agresión territorial. Cuando situé poblaciones de *Leptothorax curvispinosus* juntas en el laboratorio, las mayores arrasaron a las menores, mataron o expulsaron a los adultos y llevaron a las crías a sus propios nidos. Las pupas fueron tratadas con normalidad, y las obreras adultas que emergieron de ellas fueron totalmente aceptadas por sus captoras. Cuando tal comportamiento se extiende a través de las especies, existe una importante preadaptación para la esclavitud. Durante experimentos similares a los que acabamos de describir, *L. ambiguus* arrasó a *L. curvispinosus* y llevó la descendencia a su propio nido, donde cuidaron y lamieron a las pupas de forma normal. Los adultos fueron ayudados durante la eclosión a partir de la pupa, pero fueron luego ejecutados por las obreras anfitrionas en cuestión de horas. Esta forma de conducta se aproxima al primitivo de esclavización de las obligadamente parásitas *L. duloticus* (Wilson, 1974b). *Formica naefi* es otra especie cuyo comportamiento la preadapta para la esclavización. Kutter (1957) situó colonias de este miembro del

grupo *exsecta* cerca de otras del grupo *fusca*, las *naefi* atacaron a sus vecinos y se llevaron tanto a la descendencia como a las obreras adultas. Aun cuando el comportamiento no haya sido observado directamente en condiciones naturales, Kutter notó que todas las colonias mayores de *naefi* excavadas en el campo, contenían unas pocas obreras del grupo de las *fusca*. Esta etapa evolutiva no es sino un corto paso en la conducta esclavizadora elemental mostrada por *F. sanguinea* y otras especies del género.

Ciertos otros aspectos de la formación de los lazos paterno-filiales, así como de las bases de la adopción en animales, fueron discutidos en el capítulo 7.

Capítulo 17

Simbiosis social

La simbiosis, definida como la relación prolongada e íntima de organismos pertenecientes a especies distintas, se ilustra convencionalmente en la literatura biológica mediante interacciones de parejas de organismos. Pero se conocen otros muchos casos de individuos que se insertan en la misma con sociedades, e incluso de simbiosis entre sociedades enteras. Las adaptaciones a nivel social no son menos diversas que las de a nivel de organismo.

Desde todos los puntos de vista, los insectos superan a los vertebrados en el desarrollo de la simbiosis social. Aunque las razones para esta diferenciación todavía no estén aclaradas del todo, las siguientes observaciones parece que colectivamente constituyan una hipótesis plausible. Para empezar, las sociedades de insectos, en cuanto a organización, se basan en el altruismo en un grado mucho más elevado que las de vertebrados, así como en la frecuente repetición de los actos altruistas. Los insectos sociales regurgitan, se asean, reclutan y ejecutan otros servicios de forma no relacionada con la dominación o peculiaridades del reconocimiento personal y del parentesco, dentro de los límites de la colonia. Esta indiscriminada generosidad abre múltiples líneas de entrada a la corriente energética de la colonia. Una vez que el supuesto simbionte ha ganado al menos una aceptación parcial, puede aspirar a tomar alimento líquido durante la regurgitación, lamer las secreciones nutritivas de los cuerpos de sus anfitriones, consumir los huevos inmaduros y permitirse a sí mismo el ser reclutado hacia las fuentes de alimentos externas al nido. Las sociedades de insectos están típicamente constituidas según castas, cada una de las cuales ejecuta un limitado conjunto de papeles, comunicándose de forma especializada y angosta con las otras castas. Los insectos individuales carecen de una amplia información acerca de las funciones de los otros miembros de la colonia, lo que los hace fácil objetivo de los simbiontes sociales con el fin de insertarse en la colonia como seudocastas.

La conexión entre impersonalidad y simbiosis social se ve aún más ilustrada en los vertebrados. Las aves que tienen jóvenes altriciales, son especialmente vulnerables al parasitismo en las crías, donde las hembras de otras especies insertan sus huevos a nivel de nido y engañan a los anfitriones cuando crían a sus jóvenes. La conmutación es posible debido a que, en primer lugar, los huevos son objetos relativamente anónimos, reconocidos por los adultos gracias a un conjunto relativamente reducido de estímulos liberados vagamente caracterizados. Estos estímulos son fácilmente suplantados durante los experimentos en que los estímulos superiores a lo normal, como superior tamaño y superficie alterada, son preferidos a los rasgos normales del huevo. Pero lo que es más importante incluso, los polluelos son usualmente anónimos, siendo reconocidos por unas pocas señales, como la posición que ocupan en o cerca del nido, la apariencia general de sus picos durante los movimientos de apertura, y sonidos especiales de solicitación. Al igual que las larvas de hormiga, están poco más que indefensos y son sólo unas máquinas de comer. En contraste, los jóvenes de las aves nidífugas forman estrechos vínculos con los padres en las

primeras horas que siguen a la eclosión, siendo preciso que les sigan en los viajes a través de hábitats determinados, así como en la ejecución de maniobras alimentarias especializadas. La intrusión de jóvenes parásitos precoces dentro de este régimen, parece intuitivamente difícil, y de hecho sólo se conoce un ejemplo, el del anátido *Heteronetta atricapilla* de América del Sur. Incluso esta especie es reveladora a su manera. El polluelo parásito permanece en el nido ajeno de un día a uno y medio, marchándose luego para crecer en solitario (Weller, 1968). El parasitismo social es virtualmente desconocido en los mamíferos, quizás debido a las íntimas y altamente personalizadas relaciones que resultan del alumbramiento. No hay fase de huevo que sirva de entrada a lo que sería parasitismo de nido.

La simbiosis social es un tema complejo y aturdidoramente rico, que revisé no hace mucho en *The Insect Societies* (1971a). Muchos de los detalles son de interés sólo para los entomólogos. Lo que queda de este capítulo se dedicará a los principios del tema, con algún ejemplo seleccionado en particular referencia a las fuentes más amplias de la Sociobiología. Se mostrará que cada forma de simbiosis social en los vertebrados presenta una contrapartida en los insectos, con los casos de los primeros formando un pequeño subconjunto en el universo de posibles simbiosis, más cerca de ser completado por los insectos. Los fenómenos se clasificarán de acuerdo con la terminología usada por la mayoría de biólogos (véase la tabla 17-1). La *simbiosis* incluye todas las categorías de interacciones próximas y prolongadas. Cuando beneficia a una de las especies participantes, y no a la otra, pero tampoco la daña, hablaremos de *comensalismo*. Una interacción que beneficie a ambas partes se llama *mutualismo*, que es el caso especial al que los biólogos europeos denominan «auténtica» simbiosis. Finalmente, cuando una especie se beneficia a expensas de la otra, la relación se denomina *parasitismo*. En sus consecuencias sobre el crecimiento de la población, el parasitismo no se diferencia fundamentalmente de la depredación.

COMENSALISMO SOCIAL

Los entomólogos establecen una distinción entre *nidos compuestos* de insectos sociales, en que dos o más especies viven muy próximas entre sí, pero manteniendo separada a la prole, y *colonias mixtas*, en que la descendencia está junta y es atendida de forma comunitaria. Muchos pares de especies en las hormigas se encuentran en nidos compuestos. Cuando la relación es obligatoria para una especie, es ordinariamente parasítica antes que neutra o mutualista. Pero en muchos otros casos, la asociación es facultativa, probablemente incluso accidental. En la situación más simple, denominada a veces plesiobiosis, distintas especies de hormigas anidan muy próximas entre sí, pero no hay comunicación directa, a no ser que se rompan las cámaras del nido, en cuyo caso hay peleas y robo de prole. Cuanto menos similares son las especies morfológicamente y

Tabla 17-1
Sistemas de simbiosis social.

Comensalismo social: Se beneficia una especie, pero la otra no resulta afectada.

- *Plesiobiosis:* Estrecha asociación de los nidos de dos o más especies, sin mezclarse, con un beneficio escaso o nulo para cualquiera de los participantes. Ejemplo: especies de hormigas que habitualmente anidan en estrecha asociación.
- *Comensalismo de nido:* Una especie vive en los nidos de la otra, comiendo los desechos rehusados o haciendo presa en los desechos, sin perjudicar o beneficiar a los huéspedes. Ejemplos: diplópodos especializados, coleópteros y otros artrópodos que viven con hormigas legionarias.
- *Bandadas, manadas y cardúmenes mixtos:* En vertebrados, los miembros de una o más especies se unen a los grupos buscadores de comida de otras; en algunos casos, las especies nucleares (atractivas) pasivas, probablemente no sean afectadas de forma significativa por la presencia de otras. Ejemplos: bandadas mixtas de patos americanos, gorriones y otras aves, que forman grupos invernales en busca de comida en Norteamérica.

Mutualismo social: Ambas especies se benefician.

- *Bandadas, manadas y cardúmenes mixtos:* En algunos de los grupos mixtos de vertebrados, las especies nucleares pasivas, así como las seguidoras, probablemente se vean beneficiadas.
- *Trofobiosis:* Una especie proporciona alimento a otra, ordinariamente en forma poco útil para el donador, a cambio de protección contra parásitos depredadores e inclemencias del tiempo. Ejemplos: áfidos y otros homópteros utilizados por las hormigas como «ganado».
- *Parabiosis:* Especies que anidan en estrecha asociación, defienden el nido conjuntamente, buscan comida juntas e incluso pueden llegar a compartirla, pero la prole es criada por separado. Ejemplos: ciertas especies de hormigas en las Américas del Sur y Central.

Parasitismo social: Una especie se beneficia, mientras que la otra se perjudica.

- *Parasitismo trófico:* Una especie roba comida a las sociedades de la otra. Ejemplos: robo del nido en abejas sin aguijón, consumición del nido en termes, usurpación de presas en hienas.
- *Xenobiosis:* Una especie anida cerca de otra o dentro de sus nidos, pidiéndole comida. Ejemplo: la «hormiga limpiadora» *Leptothorax provancheri*, que vive a expensas del alimento regurgitado por *Myrmica brevinodis*.
- *Parasitismo social temporal:* Una especie invierte parte de su ciclo vital como miembro parásito en sociedades de otra especie, y el resto en estado libre. Ejemplo: ciertas hormigas, abejas y avispas, cuyas reinas invaden las colonias de otras especies y asumen la posición de la reina original; parasitismo de nidada en aves.
- *Esclavización (dulosis):* Una especie ataca los nidos de otra, captura sus formas inmaduras y permite que lleguen a convertirse en esclavas adultas de su propio nido. Ejemplos: hormigas pertenecientes a seis géneros templados del norte.
- *Inquilinismo:* Una especie pasa todo su ciclo vital como parásita, dentro de las sociedades de otra. Ejemplos: ciertas hormigas, abejas sociales y avispas sociales, especialmente en las zonas templadas frías; también viven como huéspedes numerosos otros artrópodos, en los nidos de todo tipo de insectos sociales, tanto en los trópicos como en las zonas templadas.

en cuanto a comportamiento, más probable es que aniden juntas en una relación plesiobiótica. Para expresar esto de otra forma, cuanto más estrechamente relacionadas estén las especies de hormigas, menos probable es que toleren la presencia mutua. ¿Se benefician algunas hormigas plesiobióticas de la asociación? Como muchos presuntos casos de comensalismo, esta cuestión nunca ha sido examinada bien en estudios de campo. La respuesta es posible que sea sí; sabemos que algunas formas de parasitismo social están derivadas de la íntima cohabitación de especies que no son similares, y es probable que existan especies de hormigas que estén preadaptadas a este cambio, pues se benefician de la estrecha asociación sin forzar demasiado los recursos de sus plesiobióticas compañeras. Este tema es probable que llegue a ser de importancia en las investigaciones de campo.

Una legión de artrópodos no sociales se han modificado para

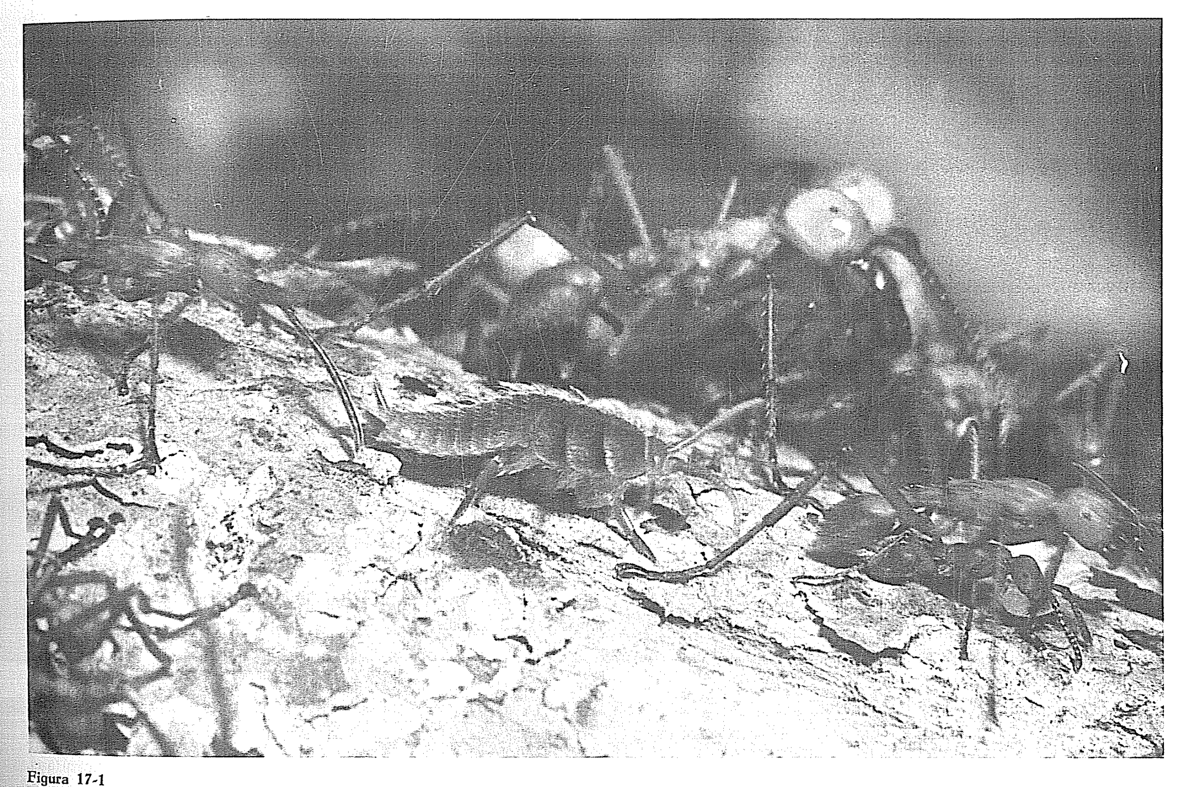


Figura 17-1

Comensalismo social en los insectos. Un tisanuro (pececillo de plata) de la especie Trichatelura manni *corre en medio de una columna de asalto de la hormiga legionaria tropical americana* Eciton hamatum. *El pequeño insecto sigue las pistas olorosas de las hormigas, lame sus cuerpos y comparte sus presas. En esta fotografía también pueden verse las principales castas de obreras;* Trichatelura *es precedido y seguido por obreras menores, mientras dos soldados de cabeza grande y brillante se hallan en el flanco izquierdo. (Fotografía cortesía de C. W. Rettenmeyer.)*

la existencia en comensalismo en los nidos de insectos sociales, viviendo como basureros en los montones rehusados o devorando a los basureros. Incluyen a isópodos escuamiféridos, arácnidos gamásidos y uropódidos, colémbolos entomóbridos e isotómidos, coleópteros nitidúlidos y endomíquidos, y muchos otros. Algunos de los simbiontes, por ejemplo los colémbolos entomóbridos, eluden a sus huéspedes mediante la velocidad. Otros, como las larvas en forma de lingote del sírfido *Microdon,* se confían a unos lentos movimientos combinados con un olor corporal neutro (Wheeler, 1910; Wilson, 1971a). Aún otros, incluyendo al lepisma y a los blancos basureros de la familia Stylodesmidae, van con las hormigas soldado y son virtualmente aceptados como compañeros de nido por sus huéspedes (Rettenmeyer, 1962, 1963a; véase la figura 17-1).

El auténtico comensalismo social es raro en los vertebrados. Con ello quiero decir que se conocen algunos con certeza de individuos o sociedades que se insertan en medio de otras sociedades de forma totalmente no intrusiva. Los cardúmenes de peces posiblemente se mezclan de esta forma en ocasiones, lo que comporta una asociación análoga al anidamiento plesiobiótico de los insectos sociales. A no dudar, los comensales sociales están representados por los peces trompeta o centriscos, pertenecientes al género *Aulostomus,* que viven en las aguas tropicales de América. Eibl-Eibesfeldt (1955) observó individuos que cabalgaban sobre los peces papagayos o se unían a barberos, de los que surgían como un rayo periódicamente para capturar sus presas, constituidas por peces menores (véase la figura 17-2). El comportamiento parece ser una extensión de la tendencia de *Aulostomus* a ocultarse entre las ramas del coral, de forma parecida al cuerpo del pez. Probablemente, los miembros de algunas bandadas de especies mezcladas de aves, se comportan de forma comensal entre sí. Ya que otras interacciones de las bandadas son mutualistas, o de naturaleza desconocida, este tema merecerá una sección especial más adelante.

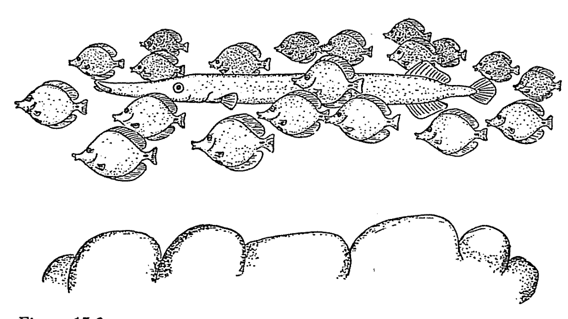


Figura 17-2
Comensalismo social en los peces. El pez trompeta (Aulostomus) *usa un cardumen de* Zebrasoma flavescens *para camuflarse. (De Eibl-Eibesfeldt, 1955.)*

MUTUALISMO SOCIAL

Un desarrollo extremo de la simbiosis mutualista es el representado por las asociaciones entre insectos homópteros, tales como áfidos y las hormigas huésped. Estas últimas dan protección contra depredadores y parásitos, mientras que los primeros les «pagan» con las sustancias azucaradas expulsadas como excrementos. El sistema, llamado trofobiosis, se basa en los notables hábitos alimentarios de los simbiontes. Cuando los áfidos se alimentan de la savia floemática de las plantas, pasan un líquido rico en azúcares a través de su tubo digestivo, y lo devuelven por el ano de una forma ligeramente alterada. Durante el paso de esta sustancia azucarada, la mitad de los aminoácidos son absorbidos por el tubo digestivo, los azúcares son parcialmente absorbidos y convertidos en glucosacarosa, melecitosa y oligosacáridos superiores, mientras que los ácidos orgánicos, vitaminas B y minerales, probablemente sean tomados también. Procesar un gran volumen de savia floemática y desechar el exceso en forma de sustancia azucarada, cuesta evidentemente menos calorías al áfido que una extracción casi total a partir de menores cantidades de savia. Las hormigas simplemente extraen algunos de los residuos nutritivos en su propio provecho. En orden a evocar el trasiego de sustancias azucaradas, las hormigas golpean a los áfidos con sus antenas, comportamiento que básicamente no se diferencia de los golpeteos antenales y tarsales con los que las hormigas inducen la regurgitación a sus compañeros de nido.

Las sustancias azucaradas son producidas por algunas otras clases de homópteros, como pulgones (Coccidae), (Pseudococcidae), cigarras de la familia Psyllidae, «cigarrillas» (Jassidae, Membracidae), algunos Cicadellidae y algunos Cercopidae, y miembros de la familia Fulgoridae. Unas pocas especies de todas las de estas familias, con las posibles excepciones de Cercopidae y Fulgoridae, han entrado en mutualismo con las hormigas. Tanto los homópteros como las hormigas huésped, han sufrido cambios anatómicos y de comportamiento al servicio de la simbiosis (Wheeler, 1910; Auclair, 1963; Way, 1963). Los homópteros liberan gotas de melaza al solicitarlo las hormigas, en lugar de lanzarlas a distancia como las especies no simbióticas (véase la figura 17-3). Los individuos del parásito de las habas, un áfido *(Aphis fabae),* muestran la siguiente secuencia de respuestas especializadas en presencia de las hormigas: el abdomen se levanta ligeramente, las patas traseras se mantienen bajas en lugar de ser alzadas y onduladas como en los áfidos desasistidos, mientras que las gotas de melaza se emiten lentamente y se mantienen en el extremo del abdomen, al tiempo que son consumidas por las hormigas. En al menos algunas especies de áfidos y de lepismas, sólo se necesita un ligero toque en la espalda para inducir la extrusión de la gota.

Los áfidos mirmecófilos extremos han evolucionado hasta llegar a ser poco más que ganado doméstico. Han reducido o perdido las usuales estructuras defensivas que se pueden observar en las especies en libertad, incluyendo los tubos abdomi-

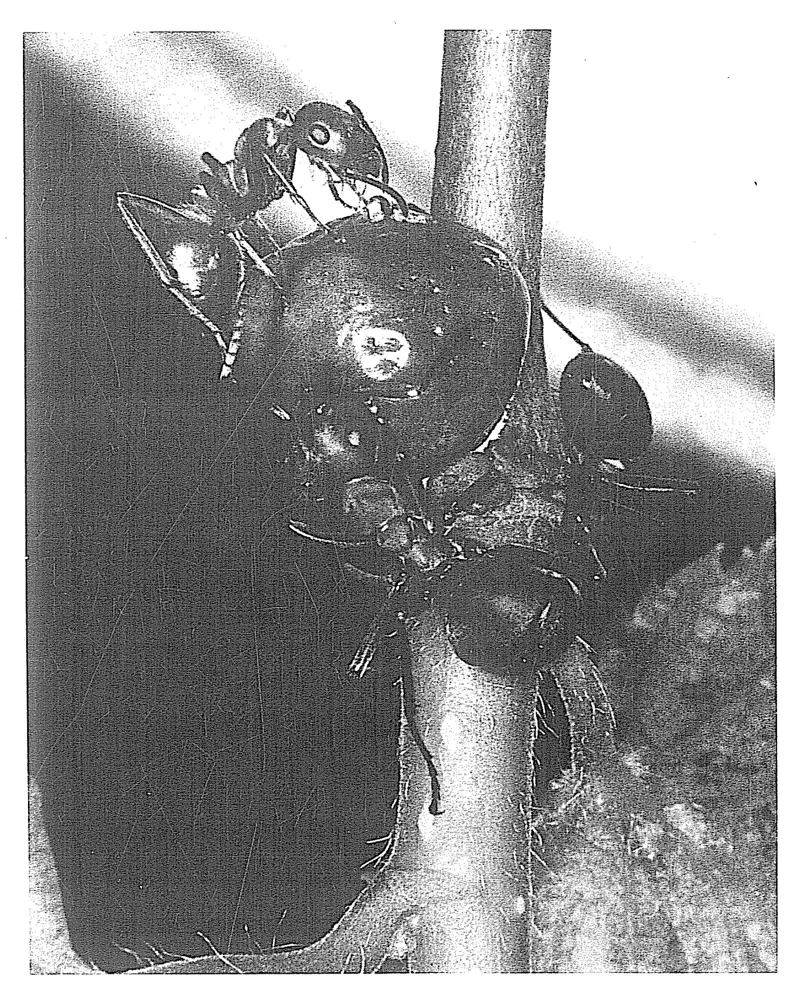


Figura 17-3

Trofobiosis, una forma de mutualismo social, de la que podemos ver un ejemplo debido a la relación entre la hormiga Formica polyctena *y los pulgones (Coccidae). En él, tres obreras atienden a uno de ellos; el pulgón ha expulsado una gota de melaza, que está a punto de ser lamida por la hormiga superior. (Fotografía de Bert y Turid Hölldobler.)*

nales defensivos llamados cornículos, que segregan una cera de endurecimiento rápido, los densos velos de velludos filamentos de cera segregados por glándulas epidérmicas especiales, los exoesqueletos esclerotizados, y la modificación de las patas para el salto. Pero han adquirido un nuevo órgano que parece ser exclusivamente útil a la trofobiosis, es decir; un círculo de pelos alrededor del ano que mantiene la gota de sustancia azucarada en su lugar, hasta que es consumida por la hormiga. Los largos pelos anales desarrollados por ciertos pseudocóccidos parecen tener la misma función. Los ciclos vitales de los homópteros trofobióticos, documentados en extensión por Zwölfer (1958) y otros, han sido modificados de formas que promueven la sincronización con las hormigas huésped.

Por su parte, las hormigas que atienden a los homópteros han adquirido un comportamiento claramente especializado en servir a la simbiosis. Algunas especies cuidan del ganado dentro de sus nidos. Los tempranos y clásicos estudios de S. A. Forbes y F. Webster, revelaron que los huevos del áfido *Aphis maidiriracis* son guardados por colonias de hormigas del norte templado pertenecientes a la especie *Lasius neoniger* en los nidos, a lo largo del invierno. A la primavera siguiente, las obreras llevan a las ninfas recién emergidas hacia las raíces de las plantas cercanas que les sirven de alimento. Cuando las plantas del cereal son arrancadas, las hormigas transportan a los áfidos hacia sistemas de raíces nuevos y sin perturbar. A finales de la primavera y el verano, algunos de los áfidos desarrollan alas y se alejan de los nidos huésped para buscar nuevas plantas. Si se asientan en raíces dentro del territorio de otra colonia de *Lasius*, son adoptados; de otro modo, inician una existencia independiente que no difiere básicamente de la de las especies no simbióticas. El comportamiento de las hormigas huésped se ha modificado incluso en los menores detalles, para aumentar la eficacia de la trofobiosis. Se ha establecido, sin lugar a dudas, que las obreras transportan a sus homópteros hacia la parte apropiada de las plantas que sirven de alimento y en el momento correcto del desarrollo de la trofobiosis. Semejante comportamiento ha sido documentado, por ejemplo, en el caso de la hormiga subterránea *Acropyga* y sus cóccidos de las raíces, en la hormiga tejedora *Oecophylla* y sus pulgones, y en *Lasius* y sus áfidos. Es incluso más impresionante el hecho de que las reinas de ciertas especies de *Acropyga* y *Cladomyrma*, transportan a los cóccidos en sus mandíbulas durante los vuelos nupciales. En un sentido real, los homópteros se han integrado en las colonias de las hormigas huésped.

Las hormigas no son los únicos organismos que atienden a los homópteros. Las abejas sin aguijón del género *Trigona*, recogen sustancias azucaradas directamente de los membrácidos en Brasil, y al menos una especie palpa a las «cigarrillas» para inducir la secreción. En *The Naturalist in Nicaragua* (1874), Thomas Belt informó de que las avispas del género *Brachygastra* atienden a los membrácidos de una forma muy familiar. Las señales de repetición no son difíciles de producir: yo he «ordeñado» cóccidos con uno de mis propios cabellos. Se han desarrollado repetidamente en otros insectos no sociales, incluyendo a coleópteros silvánidos, mariposas licaénidas y moscas del género *Revellia*. Los trofobiontes también se dan en el orden de los Homoptera. Una especie de hemíptero plataspídico es atendida por hormigas del género *Crematogaster* en Ceilán. Las larvas de muchas especies de mariposas licaénidas son guardadas por hormigas, recompensando a sus huéspedes con un líquido azucarado que segregan por una glándula impar situada en el dorso del séptimo segmento abdominal.

PARABIOSIS

En 1898 Auguste Forel denominó *parabiosis* a una nueva forma de simbiosis que había descubierto en hormigas de Sudamérica. Las colonias de las especies arborícolas *Crematogaster limata parabiotica* y *Monacis debilis*, comúnmente anidan en estrecha asociación, manteniendo las cámaras del nido separadas, pero en conexión mediante orificios por los que se puede pasar. También, las obreras de ambas especies corren juntas a lo largo de pistas olorosas comunes. Wheeler (1921) halló idéntico fenómeno en Guayana y estableció que ambas especies recogen juntas sustancias azucaradas de las «cigarrillas» membrácidas. Descubrió una similar asociación entre *Crematogaster* y la gran hormiga *Camponotus femoratus*. Ambas especies fueron observadas utilizando pistas comunes y obteniendo sustancias azucaradas de yásidos y membrácidos en las mismas plantas, así como néctar de los mismos nectarios extraflorales de la planta mimosácea *Inga*. No sólo eran tolerantes entre sí, sino que lo eran en términos amistosos. Se saludaban en las pistas mediante calmados golpeteos mutuos de las antenas, y en tres ocasiones, Wheeler observó que obreras de *Camponotus* regurgitaban para individuos de *Crematogaster*.

No se sabe si la parabiosis en las hormigas es de naturaleza mutualista o parásita. En el mejor de los casos, la distinción sería sutil en una relación tan compleja. La forma *parabiótica* de *Crematogaster limata* está asociada evidentemente siempre a otras hormigas, y esto podría demostrar que se trata de una especie hermana distinta. En cualquier caso, actualmente hay preferencias por el mutualismo. Las proles nunca se mezclan, y como apuntara Weber (1943) en base a sus propios estudios, todas las especies parabióticas participan vigorosamente en la defensa del nido contra invasores. No hay pruebas de que *Crematogaster* dañe a la otra especie. Por el contrario, *Camponotus femoratus* mantiene florecientes poblaciones en localidades donde virtualmente todas las colonias viven en parabiosis con *Crematogaster*.

GRUPOS MEZCLADOS DE ESPECIES EN VERTEBRADOS

Por todo el mundo, las pequeñas aves insectívoras se reúnen en bandadas formadas por dos o más especies para buscar alimento juntas. Estos agrupamientos son auténticas bandadas

en el sentido de que, al menos algunas de las aves, se buscan por todas partes entre sí y permanecen juntas mientras vuelan de un lado para otro. Deben distinguirse de las meras asociaciones, que son grupos que se reúnen pasivamente alrededor de fuentes localizadas de alimento o agua. Así pues, un grupo de carpinteros y herrerillos que se mueven como una unidad a través de la bóveda de un bosque de hoja caduca, constituyen una bandada, pero una banda de chirlomirlos a la espera de una columna de hormigas legionarias, es una agregación (véase a Hinde, 1952; Rand, 1954; Willis, 1966).

Las bandadas de especies mezcladas de aves están dispersamente organizadas y varían constantemente de composición. Los miembros pueden permanecer juntos durante horas o todo el día, reagrupándose a veces por la mañana. La vuelta se aumenta cuando las especies son dejadas atrás como resultado de velocidades horizontales más lentas o cuando los individuos se convierten en miembros sólo durante el tiempo en que la bandada pasa a través de sus territorios. Esto se hace especialmente intenso cuando los migrantes estacionales viajan a lo largo del área y se reúnen durante cortos períodos de alimentación (Morse, 1970). La composición en especies de las bandadas cambia en consonancia, pero algunas se presentan con más consistencia y realmente sirven de *primer móvil* para las asociaciones. Moynihan (1962), confiando en el trabajo de Winterbottom (1943, 1949), así como en el de Davis (1946), acerca de las faunas avícolas tropicales, propuso la siguiente vaga clasificación, que puede aplicarse con utilidad a las bandadas mixtas en general.

Especies nucleares. Son las especies de aves que contribuyen de forma significativa a la formación y cohesión de las bandadas. Pueden o no conducir realmente a las otras aves; el hecho importante es que las bandadas no es posible que persistan sin ellas. Algunas formas, denominadas formas nucleares activas, buscan a otras aves y las siguen. Otras, las especies nucleares pasivas, constituyen los elementos de atracción.

Especies acompañantes. Son miembros regulares de las bandadas, pero no son tan atractivas para las otras aves como las especies nucleares pasivas. Su militancia en las bandadas es menos consistente que las especies nucleares.

Especies accidentales. Son las aves que se unen a las bandadas sólo en raras ocasiones.

Las categorías de Moynihan van de una a otra gradualmente. La composición en especies y la abundancia relativa de las categorías separadas, cambian abigarradamente de una bandada a otra, así como en el tiempo dentro de una sola. En Panamá, por ejemplo, bandadas compuestas principalmente por tángaras y certiolas pasan la mayor parte del tiempo en las copas de los árboles cercanos a las lindes del bosque. Si entran en localidades donde los árboles altos son escasos, a veces descienden durante períodos cortos a las partes elevadas de los matorrales. Se les reúnen entonces gorriones de dorso verde *(Arremonops conirostris)* y tángaras de la especie *Habia fuscicauda*, especies limitadas a este tipo de vegetación. Cuando las bandadas vuelven a los árboles, sus huéspedes se retiran.

Cada especie muestra rasgos ajustados a papeles determinados, de acuerdo con los compañeros que halla en las bandadas mixtas. La tángara *Tangara inornata* de Panamá constituye un ejemplo de poderoso elemento nuclear pasivo. Forma grandes y coherentes bandadas por sí misma y atrae a otras especies nucleares comunes, como la tángara azul *(Thraupis episcopus)* y la certiola verde *(Chlorophanes spiza)*, hasta un grado que indica la emisión de señales de forma especializada. De hecho, algunos de los modelos de comportamiento social de *Tangara inornata* parecen adaptarse particularmente a la formación de bandadas de la especie. La agitación de alas y cola son movimientos ritualizados con intención de volar, usados por muchas aves canoras para coordinar los movimientos del grupo. En *Tangara inornata* son exagerados y más frecuentes que especies próximas. Las notas de llamada del tipo usado en la organización de bandadas se intercambian con una proporción superior y también suplantan al canto. Las interacciones hostiles se reducen. Los vigorosos movimientos y las repetidas llamadas de esta tángara, la hacen mucho más conspicua que otras especies, y evidentemente le proporcionan buena parte, o quizás la totalidad de su poder de atracción. La tángara de verano *(Piranga rubra)* es un ejemplo de especie extremadamente acompañante. Se une a las asociaciones de tángaras y certiolas sólo durante las residencias migratorias invernales, siendo más común a lo largo de las lindes forestales. Las tángaras de verano no forman bandadas por sí mismas. Se unen a las asociaciones mixtas exclusivamente como individuos, por lo que raras veces se ve más de una en la misma bandada. Debido a que vuelan en silencio por las partes externas de las bandadas, de ordinario no atraen a otras aves.

Estos dos ejemplos de los bosques de Panamá ilustran la intensa componente de preadaptación en la formación de bandadas mixtas. Es posible que alguna parte del comportamiento haya evolucionado para promover la asociación interespecífica. De ser así, esta adaptación posterior es más probable que se halle en faunas más viejas y complejas, como aquellas que habitan los lluviosos bosques tropicales. Pero con toda claridad, la clave del origen de esta particular forma de simbiosis, está en una fuerte preadaptación y no en una adaptación posterior. Moynihan ha razonado que sólo dos especies bastan para crear una bandada bien integrada, siempre y cuando posean los perfiles de comportamiento correctos y previamente diseñados. Debe existir una especie nuclear pasiva con una fuerte tendencia a formar conspicuas bandadas monoespecíficas, y una especie acompañante con poca o ninguna tendencia a agruparse independientemente. Las ventajas iniciales puede esperarse que sean atribuibles a la especie acompañante, y es donde deberíamos buscar una postadaptación. Nadie ha delimitado un método para separar el progreso evolutivo acaecido antes y después de la formación de la bandada, pero Vuilleumier (1967) ha identificado al menos bandadas muy simplificadas sobre las que podría verificarse tal análisis eventualmente. En los bosques de *Nothofagus* de Patagonia, las bandadas están constituidas

por cuatro especies como máximo, y están más vagamente organizadas que en América Central. La especie nuclear pasiva es el pequeño hornero *Aphrastura spinicauda*, un incansable insectívoro altamente vocal que forma bandadas comprendidas entre los 4 y 15 individuos. La sociabilidad de *A. spinicauda* es totalmente autónoma. Las bandadas se mueven en apretadas formaciones mientras buscan insectos por los troncos y ramas de los árboles. La cohesión es mantenida mediante llamadas de contacto frecuente repetidas. En cualquier momento dado, el 60 % de las bandadas contienen una segunda especie, mayor, de hornero, que es *Pygarrhichas albogularis*. *Aphrastura* parece ser indiferente a estos huéspedes, pero *Pygarrhichas* la busca y la sigue activamente, siendo realmente raro hallarlas solas. Con el mismo significado, esta última especie no forma bandadas independientemente. Así pues, las bandadas mixtas de Patagonia constan de los dos elementos esenciales de Moynihan, cada uno de ellos representado por una sola especie. La simbiosis parece ser comensalista, con *Aphrastura* como anfitrión y *Pygarrhichas* como huésped beneficiado. Otras dos especies acompañantes, el carpintero *Dendrocopos ligniarius* y el cazamoscas *Xolmis pyrope*, pueden ser también acompañantes pero son relativamente insignificantes, pues se presentan con un porcentaje menor del 10 en las bandadas de *Aphrastura*.

A través de los años, diversos autores han postulado tres ventajas adaptativas en el hecho de unirse a bandadas de especies mixtas: eludir con más eficacia la depredación, mayor eficacia en la búsqueda de alimento y la utilización del agrupamiento como un despliegue epideíctico para controlar el crecimiento de la población, de la forma considerada por Wynne-Edwards. Las primeras dos hipótesis, que no se excluyen mutuamente, han recibido el apoyo de muchas evidencias a partir de estudios de campo en bandadas residentes en Estados Unidos y Europa. Es bien sabido, y se estableció al principio de este libro (capítulo 3), que los individuos en algunas bandadas de aves y otros grupos animales están sujetos a menos depredación, gracias al estado total de alerta del grupo, el cual rebasa al de los individuos en solitario. En los pinares de Louisiana, este es el beneficio evidentemente disfrutado por tres especies acompañantes, el azulejo *Sialia sialis*, el junco pizarroso (*Junco hyemalis*), y el gorrión *Spizella passerina*. La mayor parte del alimento lo buscan en el suelo, mientras que los páridos americanos, currucas y otros elementos nucleares de las bandadas, son arborícolas. Así pues, no sólo ambos elementos tienen nichos alimentarios divergentes, sino que las diferencias son tan grandes hasta llegar a la incomodidad por parte de las especies acompañantes que permanecen con la bandada. ¿Por qué? Estas pequeñas aves son especialmente vulnerables a los depredadores mientras buscan comida por el suelo de los pinares, hallando una ventaja en los primeros sistemas de advertencia proporcionado por las aves que buscan alimento por encima de ellas. Las tres especies acompañantes, por ejemplo, responden a la llamada de advertencia de una de las especies nucleares, el carbonero de Carolina *Parus carolinensis*, dispersándose simultáneamente y apareciendo en las ramas inferiores de los pinos (Morse, 1970).

La hipótesis de una mayor eficacia en la búsqueda de alimento se ve favorecida por una evidencia incluso más persuasiva. Una vez más, sabemos a partir de la observación de las bandadas formadas por una sola especie, que los grupos son a menudo capaces de hallar alimento con más rapidez que los individuos, especialmente cuando los recursos son escasos y dispersos. También, la formación de la bandada parece ser un mecanismo que entra en acción para que los individuos afronten períodos de escasez alimentaria. Cuando la comida abunda, los páridos europeos siguen siendo territoriales a lo largo del invierno. Cuando escasea, se reúnen en bandadas y buscan alimento juntos (Hinde, 1952). De acuerdo con Morse (1967), el trepador *Sitta pusilla*, disminuyó marcadamente su participación en las bandadas de Louisiana cuando los piñones se hicieron temporalmente muy abundantes. Si esta forma de gradación del comportamiento es generalmente empleada por los miembros de las bandadas de especies mixtas, deberíamos esperar hallar una relación inversa entre la densidad de población de las aves, reflejando la disponibilidad de alimento, y el porcentaje de individuos que participan en las bandadas. Esta relación ha sido documentada en considerable detalle por los estudios de Morse (1967, 1970). Anteriormente, en el capítulo 3, se vio que la comunalidad de la bandada puede originarse en la experiencia o la fortuna de algunos líderes, al progresar de un lugar de alimentación a otro. El mismo principio parece cumplirse en las bandadas mixtas de Morse: «El bosque mixto fue el área de menor densidad de población en Maryland. En 15 ocasiones, bandadas que habían buscado comida durante una hora o más en bosques caducifolios, adyacentes a bosques mixtos, fueron observadas volando casi directamente durante varios cientos de metros de bosque mixto, parándose pocas veces para comer. Nunca se observó la tendencia opuesta (buscar alimento en bosques mixtos y volar directamente hacia los de hoja caduca)». Morse también halló que, cuanto mayor era la bandada, más rápidamente se movía de un lugar a otro. Las ventajas de descubrir y utilizar nuevas fuentes alimentarias, deben ser lo bastante grandes como para superar la inevitable desventaja de competir por el alimento con otros miembros de la bandada en zonas reducidas. Cody (1971), en estudios de campo combinados con los teóricos, sobre bandadas mixtas de fringílidos en el desierto de Mohave, se enfrentó con un ambiente en que el alimento es más rico y está mejor distribuido. En este caso especial, fue evidente que los recursos pueden explotarse con superior eficacia por parte de los grupos, si éstos se mueven en formación, que si se mueven caóticamente por zonas separadas. Por tanto, para una densidad dada de población, es ventajoso para el individuo ser un miembro del grupo.

La superioridad en la búsqueda de alimento, particularmente en áreas pobres, pudiera ser también un factor significativo en los trópicos. Moynihan (1962) cree que la antidepredación es la principal fuerza selectiva que opera en

las bandadas tropicales, pero también anota que las bandadas mixtas se dan con más frecuencia en hábitats relativamente desfavorables, o parcialmente aislados. Mediante la búsqueda de alimento en grupos, ciertas especies y los comensales que las acompañan es más probable que tengan éxito en la invasión de éstas áreas ecológicamente marginadas.

La competición en las bandadas mixtas se ve disminuida de alguna forma, merced a la división del nicho alimentario entre las especies que las constituyen. Algunos tipos de aves dominan sobre las otras, empujándolas hacia ángulos especiales de las zonas donde se busca el alimento. En el este de Estados Unidos, los elementos nucleares más importantes, incluyendo a páridos y abadejos, son también dominantes desde el punto de vista de su comportamiento. El muscicápido *Dendroica pinus*, tomando otro ejemplo, desplaza al trepador *Sitta pusilla* mediante interacciones agresivas; cuando ambas especies viajan juntas, la última permanece más en las ramitas y en las partes distales de las ramas, mientras que la primera se concentra en los troncos y en las partes proximales de las ramas. Cuando los trepadores están solos, se concentran más en el nicho preferido por *D. pinus* (Morse, 1967). El proceso inverso, o sea, la convergencia ecológica, ha sido registrado por Moynihan (1962) en dos especies panameñas. Cuando busca comida sola, la tángara *Ramphocelus carbo* se mueve por zonas de arbustos desde moderadamente bajos hasta muy reducidos, mientras que la especie *R. nigrogularis* permanece a un nivel algo superior en los árboles bajos. Cuando ambas forman una bandada juntas, esta última se mueve sin embargo hacia la vegetación inferior preferida por su compañera, y las dos especies parecen comer lo mismo. El que una cualquiera de ellas desplace a la otra o converjan, dependerá en gran medida de la diferencia inicial entre sus nichos preferidos, así como de la intensidad de la respuesta hostil que cada una muestra hacia las formas extrañas en general. Moynihan ha postulado la existencia de un «mimetismo social», que sería la convergencia de una señalización conciliadora y de contacto entre las especies, con el fin de disminuir la hostilidad entre las que forman la bandada mixta.

Los cardúmenes mixtos de peces de mar se han registrado ocasionalmente en la literatura (véase Eibl-Eibesfeldt, 1955; Breder, 1959; Shaw, 1970; Ehrlich y Ehrlich, 1973), pero su significado ecológico requiere una cuidadosa investigación. Los cetáceos menores también forman grupos compuestos. En el Mediterráneo, los delfines del Atlántico *(Delphinus delphis)* nadan a menudo ya sea con la especie *Stenella caeruleoalba* o con las ballenas piloto *(Globicephala melaena)*, mientras que se han observado grupos compuestos por delfines de Risso *(Grampus griseus)*, delfines de la especie *Lissodelphis borealis* y ballenas piloto frente a las costas de California (Fiscus y Niggol, 1965; Pilleri y Knuckey, 1969). Grupos mezclados de quirópteros se dan comúnmente entre especies que descansan en agregaciones (Bradbury, 1975). Los grupos interespecíficos de herbívoros son comunes en las llanuras de África, estando constituidos por diversas combinaciones de impalas, gnús, caamas de Coke, gacelas, cebras, jirafas, jabalíes verrugosos y babuinos. Cada especie es sensible a, como mínimo, las respuestas de alarma de algunas de las otras (Washburn y DeVore, 1961; Altmann y Altmann, 1970; Elder y Elder, 1970), por lo que los grandes grupos de cualesquiera especies están más alerta a la aproximación de depredadores que los pequeños o los individuos solitarios. También se han publicado algunos informes de tropas mixtas de primates. Especies de colobos *(Colobus)* y *Cercopithecus*, frecuentemente se mezclan para buscar alimento en los bosques africanos; en particular, *Cercopithecus petaurista* se combina ocasionalmente con no menos de tres miembros distintos del género (Marler, 1965). En Malaya, Bernstein (1967) observó una pareja de gibones muy unidos a una tropa de *Presbytis melalophos* (langures). El macho estaba particularmente bien integrado, comiendo, descansando y viajando por lo común en medio del grupo. En el Parque Nacional del Gombe Stream, van Lawick-Goodall (1971) observó a menudo chimpancés inmaduros y babuinos jugando juntos. Esto parece extraño, pues los adultos son agresivos entre sí y los chimpancés machos matan a veces a los jóvenes babuinos por la comida. Altmann y Altmann (1970) observaron también babuinos jóvenes jugando con *Cercopithecus aethiops* igualmente jóvenes en Amboseli. Los grupos mixtos también se dan en los simios platirrinos del Nuevo Mundo: tanto monos araña como monos ardilla se unen, frecuentemente, a grupos de capuchinos (Bernstein, 1964b; Moynihan, comunicación personal).

Las interacciones entre especies mezcladas y el mimetismo social pueden darse entre grupos taxonómicos aún más amplios. Moynihan (1968, 1970b) ha presentado fascinantes pruebas de naturaleza indirecta que sugieren la existencia de una vaga relación comensal entre monos y aves. Existe un pequeño tamarino en las zonas forestales y de matorral de la costa del Pacífico, en América Central. Estos mismos hábitats contienen densas poblaciones de diversas especies de papamoscas. Los tamarinos y las aves comen los mismos tipos de frutas e insectos. Estos recursos están distribuidos por zonas y de forma irregular, lo que requiere una búsqueda constante por parte de ambos animales. Algunos de los sonidos de los monos, consistentes en chirridos y silbidos lastimeros, son notablemente similares a las llamadas a reunión de las aves. Aunque falte una prueba directa, Moynihan cree que los monos es posible que usen a las aves como guías, moviéndose en la dirección de los terrenos de alimentación cuando éstas anuncian su presencia.

PARASITISMO TRÓFICO

Es posible que la forma más simple de parasitismo social sea la intrusión de una especie en el sistema social de otra, con la profundidad suficiente como para robar alimento. Los escritores alemanes han dado exactamente con la palabra adecuada, *Futterparasitismus*, para describir esta simbiosis. Las jaurías de

hienas, para citar el único ejemplo que conozco en mamíferos, parasitan a los perros salvajes. Intentan apropiarse de las cebras recién fallecidas así como de otros grandes mamíferos para los que los perros son más mortíferos y a los que más cazan, llegando hasta el punto de correr muy cerca de las jaurías de perros durante las persecuciones (Estes y Goddard, 1967). Un comportamiento básicamente similar es el ostentado por algunas hormigas. R. C. Wroughton (citado por Wheeler, 1910) descubrió una especie india de *Crematogaster* que tiende emboscadas a las obreras de *Monomorium* cuando estas últimas vuelven al nido después de buscar comida. Los pequeños salteadores de caminos roban las semillas que *Monomorium* habían recogido para su propio uso. Otras pequeñas especies de hormigas, incluyendo a *Solenopsis* y a otros géneros próximos, viven en las paredes de los grandes nidos construidos por otras hormigas y termes, penetrando en ellos para robar comida y hacer presas entre los moradores. Los ejemplos mejor conocidos son los de las pequeñas «hormigas ladronas» del subgénero *Diplorhoptrum* de *Solenopsis*, que viven cerca de los nidos de especies mucho mayores de hormigas, y penetran en las cámaras haciendo presas entre su prole. Especies de *Carebara* en África y Asia tropical, frecuentemente construyen sus nidos en las paredes de los de los termes, y se cree que hacen presas entre los moradores (Wheeler, 1936).

Las abejas sin aguijón del género *Lestrimelitta* están especializadas en un método distinto de latrocinio. *L. limao*, especie común desde México hasta Argentina, vive invadiendo los nidos de *Melipona* y *Trigona* y tomando posesión de sus almacenes de reservas (Sakagami y Laroca, 1963). *Lestrimelitta* carece de las cestillas de polen formadas por largos pelos en las patas traseras, estructura evidentemente perdida a lo largo de la evolución como parte de su adaptación parasítica. En su lugar, transportan las reservas hurtadas en los buches, situándolas luego en sus propios almacenes en forma de mezclas miel-polen. Mientras invaden los nidos, las abejas liberan una sustancia por las glándulas mandibulares que presenta un olor parecido al del limón, cuyo componente principal es el citral (Blum, 1966). En ocasiones, las invasoras ocupan el nido saqueado multiplicando sus propias colonias. El origen evolutivo del comportamiento de *Lestrimelitta* es fácil de imaginar. Tanto las abejas melíferas como las que no tienen aguijón se enzarzan ocasionalmente en el robo, entre la misma o entre diferentes especies. Para *Lestrimelitta*, esto simplemente ha llegado a convertirse en una forma de vida obligatoria. Un comportamiento precursor es el exhibido por las abejas primitivamente sociales de la familia Halictidae. En primavera, las reuniones invernantes de jóvenes fértiles en *Halictus scabiosae* se rompen, y algunos de los auxiliares se dispersan de los nidos originarios. Muchos de estos individuos construyen nuevos nidos. Otros, sin embargo, invaden los nidos recién fundados de otras especies, sobre todo *Evylaeus nigripes*, y expulsan o asesinan a los legítimos dueños (Knerer y Plateaux-Quénu, 1967).

Una peculiar variación del parasitismo trófico es la practicada por ciertos termes. Miembros de tres géneros, *Ahamitermes*, *Incolitermes* y *Termes*, están especializados en vivir en cavidades de las paredes de los nidos de otros termes, alimentándose de los materiales papiráceos de soporte. En otras palabras, ¡algunos termes tienen termes en sus casas! Las formas reproductivas aladas de dos especies, *Incolitermes pumilis* y *Termes insitivus*, llegan incluso a entrar en las cámaras de los nidos y a mezclarse brevemente con sus huéspedes (Calaby, 1956; Gay, 1966). Los termes que forman montículos son especialmente vulnerables al parasitismo de nido. Los montículos están sólidamente construidos, constituyendo a menudo los rasgos más duraderos del panorama del terreno, y presentan conspicuas señales para las formas reproductoras voladoras en búsqueda del lugar de anidamiento. También proporcionan microambientes desusadamente favorables, pues los colonos reproductores han de ser capaces de mantenerse ocultos a sus huéspedes en las paredes de los montículos. Las formas precursoras del comportamiento se hallan en la competencia territorial entre especies. Se ha informado de numerosos casos sobre colonias donde viven dos o más especies de termes en estrecha asociación, perteneciendo comúnmente a distintos géneros, e incluso a familias diferentes. A menudo, la relación es de naturaleza explotadora, apropiándose una especie de parte del nido de la otra. De las 150 especies estudiadas por Ernst (1960) en África, el 70 % fueron molestadas, al menos ocasionalmente, por otras especies que invadían sus nidos.

XENOBIOSIS

Mediante una sutil variación en el comportamiento, los ladrones de nidos pueden llegar a convertirse en huéspedes tolerados. Existe en la naturaleza un estadio evolutivo intermedio, llamado xenobiosis, que queda cerca de una completa mezcla de las dos especies participantes. Los xenobiontes viven en las paredes o en las cámaras del nido de sus huéspedes, moviéndose libremente entre ellos, pero las formas inmaduras aún se mantienen separadas. Un caso clásico de xenobiosis es la relación entre la pequeña «hormiga champú» *Leptothorax provancheri* y *Myrmica brevinodis*, estudiada por Wheeler (1910) en su casa veraniega de Connecticut. Las especies de *Leptothorax* anidan de forma característica en espacios muy pequeños, como huecos entre la hojarasca del suelo, bellotas podridas y galerías abandonadas por los coleópteros en los árboles muertos. Las obreras buscan comida en solitario, y cuando hallan a otras hormigas, se alejan de una forma calmada sin cortarles el paso. Debido a estos rasgos, se hallan a menudo colonias de *Leptothorax* cerca de los nidos de hormigas mayores, y las obreras pueden moverse con facilidad a través de sus vecinas. Esto ha sido extrapolado hacia un parasitismo xenobiótico por parte de *L. provancheri*. Esta especie sólo ha sido hallada viviendo en estrecha asociación con colonias de *Myrmica brevinodis*. Ambas se dan mucho por el norte de Estados Unidos y sur de Canadá. Las colonias de *M. brevinodis* construyen sus nidos en el suelo, en trozos

de musgo y bajo piedras y leños. Las colonias menores de *L. provancheri* excavan sus nidos cerca de la superficie del suelo y los unen a los de los huéspedes mediante cortas galerías abiertas por ambos extremos. Mantienen su prole estrictamente aparte. *Myrmica* es demasiado grande para pasar por las estrechas galerías de *Leptothorax*, pero estas últimas se mueven libremente por los nidos de los huéspedes. En lugar de buscar su propio alimento, las obreras de *Leptothorax* dependen casi por completo del líquido regurgitado por las obreras huésped. También montan sobre los adultos de *Myrmica* y los lamen en lo que Wheeler describiera como un tipo de «febril excitación», a lo que los huéspedes responden «con la mayor consideración y afecto». Aunque en principio Wheeler creyera que *Leptothorax* proporcionaba un beneficioso «detergente», más tarde concedió que probablemente no fueran más que parásitos. Están lejos de ser útiles. Cuando se ven aisladas en nidos artificiales en el laboratorio, construyen sus propios nidos y crían a su prole, siendo también capaces de alimentarse por sí mismas, aunque torpemente.

Un similar comportamiento xenobiótico ha sido reportado en *Leptothorax diversipilosus*, al oeste de los Estados Unidos (Alpert y Akre, 1973), y en *Formicoxenus nitidulus*, pariente próximo de *Leptothorax* en Europa (Strumper, 1950; Wilson, 1971a). En América Central, la pequeña especie *Megalomyrmex symmetochus* vive xenobióticamente con la hormiga cultivadora de hongos *Sericomyrmex amibilis*. Esta última forma colonias de tamaño modesto, de 100 a 300 obreras, y una reina, que anidan en el suelo húmedo de los claros del bosque. Dependen por completo de un hongo especial criado en lechos de materia vegetal muerta. En la isla de Barro Colorado, Panamá, donde Wheeler descubriera a esta especie, *Megalomyrmex* forma colonias menores, de 75 individuos o menos que viven directamente entre los jardines de hongos del huésped. Debido a que *Sericomyrmex* también emplaza a su descendencia en los jardines, los jóvenes de ambas especies se mezclan hasta cierto límite. Sin embargo, *Megalomyrmex* tiende a segregar a su descendencia en grupos reducidos, cada uno de los cuales es atendido celosamente por unas pocas obreras, y ninguna alimenta o lame a la descendencia de la otra. El hecho más notable es que *Megalomyrmex* parece subsistir exclusivamente de hongos. Esto representa una modificación dietética fundamental que debe haberse dado recientemente en la evolución del género. Debido a que el intercambio de alimento líquido es raro o falta por completo en las hormigas que cultivan hongos, los xenobiontes de *Megalomyrmex* no se aseguran alimento de *Sericomyrmex* de esta forma. Sin embargo, lamen la superficie del cuerpo de sus huéspedes.

PARASITISMO SOCIAL TEMPORAL EN LOS INSECTOS

El primero en aclarar los ciclos vitales de las hormigas, que incluyen períodos de parasitismo social temporal, fue Wheeler (1904) en el transcurso de sus estudios con *Formica microgyna* y especies próximas. Simbiosis muy paralelas han sido descubiertas en diversos géneros pertenecientes a las subfamilias Myrmicinae, Dolichoderinae y Formicinae. La reina recién inseminada halla una colonia huésped perteneciente a una especie distinta y se asegura la adopción, ya sea sometiendo a las obreras por la fuerza o granjeándose su amistad de alguna forma. La hembra huésped original es entonces asesinada por la intrusa, o por las propias obreras de aquella, que de alguna forman van a favorecer a la parásita. Cuando madura la primera descendencia de la parásita, las obreras están constituidas por una mezcla de huéspedes y parásitos. Finalmente, ya que la reina huésped no está presente para reemplazarlas, las obreras huésped gradualmente mueren en el transcurso de los meses próximos, y la colonia llega a estar totalmente formada por la reina parásita y su descendencia.

Algunos miembros del grupo de la hormiga constructora de montículos *Formica exsecta*, son parásitos temporales facultativos. La mayoría de nuevas colonias son fundadas mediante la adopción de reinas por parte de sus propias colonias, después de que hayan sido inseminadas durante los vuelos nupciales. Pero unos pocos individuos vagan a través de distancias superiores por el campo, intentando entrar en los nidos de *Formica fusca* y especies próximas. Se acercan furtivamente a las colonias huésped y, o penetran a hurtadillas, o dejan que las entren las obreras de las mismas. Las introducidas por las obreras, hacen ver que están muertas pegando sus extremidades al cuerpo en la postura pupal. En esta posición son recogidas por las obreras huésped y transportadas a los nidos sin muestras externas de hostilidad. Más tarde, se las ingenian de alguna forma para eliminar a la reina huésped y asumir así el papel reproductor (Kutter, 1956, 1957).

Aún más sutilidades han sido perfeccionadas por el género relacionado *Lasius*. En apariencia, todas las especies de los subgéneros *Austrolasius* y *Chthonolasius*, son temporalmente parásitas de los miembros más abundantes y libres del subgénero *Lasius*. Al menos algunas formas de un cuarto subgénero, *Dendrolasius*, son temporalmente hiperparásitas, tomando posesión de los nidos de *Chthonolasius* después de que sus colonias hayan crecido hasta un estado de libertad. La relación entre estas diversas especies es obligatoria, y no opcional como en el caso de *Formica exsecta* y especies próximas. No se practica la adopción homoespecífica. Cuando las reinas recién apareadas de *L. umbratus* buscan una colonia huésped, apresan primero a una obrera en sus mandíbulas, la matan, y corren un rato con ella antes de intentar invadir el nido huésped (K. Hölldobler, 1953). Aparentemente, todos los géneros parásitos de *Lasius* se deshacen de las reinas huésped, pero el exacto método que utilizan se desconoce aún en la mayoría de los casos. Las pequeñas reinas de *L. reginae*, especie descubierta en Austria por Faber (1967), eliminan a sus rivales dándoles la vuelta y estrangulándolas (figura 17-4). El asesinato es también la técnica practicada por las reinas de los parásitos *Bothriomyrmex decapitans* y *B. regicidus*, para obte-

ner el control de las colonias de *Tapinoma* (Santschi, 1920).

Las especies europeas del género de hormigas *Epimyrma* comprenden una notable progresión evolutiva que va desde el parasitismo social temporal, hasta un inquilinato total, en el que la forma parásita pasa todo su tiempo en los nidos de la especie huésped (Gösswald, 1933; Kutter, 1969). En al menos cinco de las ocho especies conocidas, aún existe la casta de las obreras, pero es relativamente escasa y más bien similar, desde el punto de vista morfológico, a la reina, a pesar de una discreta fase áptera. Aparentemente, jamás ayuda a las obreras huésped en la búsqueda de alimento, labores del nido o cuidado de la prole. Todas las especies de *Epimyrma* parasitizan a *Leptothorax*. La reina se aparea en sus nidos, los deja, se desprende de sus alas y busca una nueva colonia huésped. El sistema de entrada y el comportamiento posterior, varían mucho entre las diversas especies. La reina de la especie francesa *E. vandeli*, al acercarse a la colonia de *L. unifasciata*, ejecuta repetidas aproximaciones hostiles hacia las obreras huésped y las «intimida», utilizando una expresión de Kutter. Si consigue entrar en el nido, mata a la reina huésped y se asegura la completa adopción por parte del resto de la colonia. La reina de *E. goesswaldi*, por otra parte, apacigua a las obreras huésped (*L. unifasciata* en Alemania) tocándolas con sus antenas y partes bucales inferiores. Una vez en el interior del nido, monta sobre la reina huésped por detrás, apresa su cuello con las mandíbulas en forma de sable y la mata. *E. stumperi*, estudiada en Suiza por Kutter, usa aún otra variación para penetrar en los nidos de su huésped, *L. tuberum*. La reina, primero se acerca furtivamente a la colonia huésped con movimientos lentos y deliberados. Cuando se le aproximan las obreras de *Leptothorax*, «queda helada», se agacha y parece fingirse muerta. Al cabo de un tiempo, empieza a montar sobre las obreras por detrás, golpea sus cuerpos con los peines de las patas delanteras, y se asean quizás pasando los olores del nido de un lado a otro. Con esta muestra de sofisticación, no es sorprendente hallar que las reinas de *E. stumperi* sean capaces de penetrar en las colonias huésped con más rapidez que las otras especies de *Epimyrma* estudiadas hasta ahora. Una vez dentro del nido, la reina de *E. stumperi* inicia un implacable asalto para asesinar a las reinas huésped, de las que existen varias en las colonias de *L. tuberum*. Monta a cada reina por turno, la fuerza a tumbarse patas arriba y la apresa por la garganta con sus mandíbulas. Los finos extremos de las mandíbulas cortan la suave membrana intersegmental del cuello de la víctima. *Epimyrma* mantiene la presión durante horas, e incluso días, hasta que la reina de *Leptothorax* finalmente muere. Entonces se mueve hacia la reina siguiente, repitiendo el procedimiento hasta no dejar ninguna. Tiene un interés más que ordinario el hecho de que, las obreras de *E. stumperi* también montan ocasionalmente sobre las de *Leptothorax* y ejecutan un inefectivo ensayo del comportamiento asesino, pero sin dañar a sus «víctimas» y sin ningún beneficio visible para los parásitos. La mejor manera de interpretarlo parece ser en términos de una parcial transferencia del comportamiento de la reina hacia la vestigial casta de las obreras, donde no tiene efectos ni positivos ni dañinos.

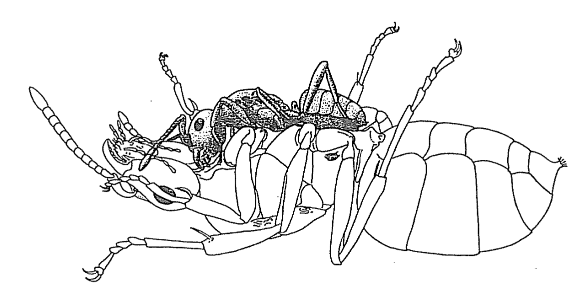


Figura 17-4
Parasitismo social temporal en hormigas. Una reina recién apareada de Lasius reginae *ha penetrado en el nido de la especie huésped* L. alienus, *y está estrangulando a la reina. Las obreras de* alienus *cuidarán entonces la prole del parásito, y cuando eventualmente mueran de viejas o por otras causas, la colonia estará íntegramente formada por* reginae. *(De Faber, 1967.)*

Pero ¿por qué la reina de *Epimyrma* afronta todos estos problemas? Desde el preciso instante en que todas las especies de *Epimyrma* han entrado en un estado permanente de inquilinato, con dependencia total de las obreras huésped, parecería un error exterminar a las reinas, que son, después de todo, la fuente de la fuerza obrera. Sin embargo, los hábitos magnicidas de *Epimyrma* no pueden definirse simplemente como un infortunado vestigio de otros tiempos, cuando los antepasados del género eran temporalmente parásitos. Resulta que, al ser privadas de sus propias reinas, algunas de las obreras de *Leptothorax* empiezan a poner huevos, incluso en presencia de la reina de *Epimyrma*. Se convierten en obreras asegurándose así una continuación indefinida de la fuerza laboral. Existe incluso una especie, *E. ravouxi*, parásita de *L. unifasciatus*, que ha dado el paso final de permitir vivir a la reina huésped. *E. ravouxi*, en otras palabras, se ha movido hacia un inquilinismo avanzado, y en este aspecto no se puede distinguir de otras especies inquilinas cuyas probables historias evolutivas no estén tan bien mostradas.

Una secuencia evolutiva igualmente clara que va desde el parasitismo social temporal hasta el inquilinismo, se ha desarrollado en las avispas sociales, cuestión estudiada por Taylor (1939), Sakagami y Fukushima (1957), Beaumont (1958), Scheven (1958) y otros. Los pasos esenciales son los siguientes:

1. *Parasitismo facultativo temporal dentro de las especies.* En *Polistes* y *Vespa*, las reinas que han sobrevivido al invierno atacan a veces a las colonias establecidas de su propia especie, desplazando a la ovipositora residente.

2. *Parasitismo facultativo temporal entre especies.* Las reinas de la avispa asiática *Vespa dybowskii* son capaces de

fundar colonias por sí mismas, pero prefieren entrar en las pequeñas colonias de *V. crabro* o *V. xanthoptera* y usurpar la posición de la reina madre. El parasitismo se ve facilitado por el hecho de que *V. dybowskii* emerge de la invernación más tarde que las otras especies, por lo que hay considerables cantidades de jóvenes colonias huésped cuando las reinas de esta especie empiezan a buscar un sitio donde anidar. Al final del verano, las últimas obreras huésped ya han muerto por causas naturales, y la colonia entera está formada por obreras de *dybowskii*, así como por reinas y machos recién emergidos.

3. *Parasitismo obligatorio temporal entre especies.* Este estadio, tan común entre las hormigas, no ha sido documentado todavía en las avispas sociales, aun cuando parezca ser un paso probable en el camino que conduce hacia un completo inquilinismo.

4. *Parasitismo obligado permanente entre especies (inquilinismo).* Las tres especies parásitas de *Polistes* en Europa, *atrimandibularis, semenowi* y *sulcifer*, carecen de obreras, y las reinas han perdido la habilidad de construir nidos o cuidar de la prole. Las reinas fuerzan la entrada hacia los panales papiráceos de las colonias pertenecientes a otras especies de *Polistes*. Confiando en su mayor fuerza física y poder de resistencia, usurpan la posición dominante de las reinas ovipositoras residentes. Las conquistadas por *P. atrimandibularis* y *P. semenowi*, pueden quedarse en el nido asumiendo el papel de obreras subordinadas. Las desplazadas por *P. sulcifer*, sin embargo, desaparecen siempre.

Los abejorros presentan aún otra secuencia independiente, que va desde el parasitismo temporal al inquilinismo (Free y Butler, 1959; K. W. Richards, 1973). Como en las avispas sociales, los parásitos facultativos temporales son comunes, sin que se conozca ningún caso de parasitismo obligatorio temporal. El inquilinismo está ricamente representado por *Bombus hyperboreus*, del Ártico canadiense, conjuntamente con 18 especies del género derivado y totalmente parásito, *Psithyrus*.

PARASITISMO DE LAS CRÍAS EN AVES

El parasitismo social temporal en hormigas, abejas y avispas, es muy paralelo al parasitismo de las crías en las aves. El parasitismo obligado de éstas es practicado por alrededor de 80 especies, y se ha desarrollado siete veces de forma independiente en enmantecados *Molothrus* (Icteridae), cuchillo tejedor *Anomalospiza imperbis* (Ploceidae), pájaros viuda de la subfamilia Viduinae (Ploceidae), los guías de miel (Indicatoridae), los cucos del Viejo Mundo que constituyen la subfamilia Cuculinae (Cuculidae), los cucos sudamericanos *Tapera* y *Dromococcyx* de la subfamilia Neomorphinae (Cuculidae) y el anátido de cabeza negra *Heteronetta atricapilla* (Anatidae). La materia ha sido extensivamente documentada por F. Haverschmidt, F. C. R. Jourdain, Jürgens Nicolai, C. I. Vernon, y especialmente Herbert Friedmann, entre los investigadores modernos. El breve relato siguiente se basa en gran medida en las excelentes revisiones de Lack (1968) y Meyerriecks (1972).

No menos de 50 especies de cucos presentan parasitismo obligado de las crías, y virtualmente cada fase de su biología reproductora presenta la estampa de esta adaptación. Su canto es alto y simple. El nombre vernáculo de cuco es en sí onomatopéyico para el *Cuculus canorus* de Europa, que además de un «cuc-cuu» también emite un profundo «aj-aj-aj». La especie asiática *C. varius* emite un silbido penetrante que aumenta de intensidad en cada repetición. La explicación que se acepta para la intensidad es que las aves son escasas y la necesitan para comunicarse, mientras que la simplicidad arranca del hecho de que los jóvenes deben adquirir el canto enteramente por herencia. Los cucos generalmente explotan a las paseriformes menores que ellos, y los huéspedes terminan criando a los parásitos con la exclusión de su propia descendencia. Tres especies parasitan con frecuencia a cuervos y a otros córvidos, y en tales casos, los jóvenes parásitos son criados en compañía de la descendencia huésped. La hembra del cuco europeo se extiende por un amplio territorio en búsqueda de nidos en proceso de construcción. Cuando se descubren los nidos huésped en un estado demasiado avanzado como para permitir una parasitación satisfactoria, la hembra los destruye, forzando a las aves a una nueva puesta.

Los cucúlidos de todo el mundo han desarrollado una notable variedad de mecanismos que intimidan o engañan a los huéspedes, para que acepten sus huevos. Dos especies indias de cucos gavilanes, *Cuculus varius* y *C. sparverioides*, se parecen a los gavilanes *Accipiter badius* y *A. virgatus*, respectivamente, por el plumaje. *C. varius* también mimetiza a *A. badius* en el vuelo, y ha sido observado cazando a su huésped del nido. El cuco europeo se parece al gavilán *A. nisus* y vuela como él durante la época de celo. El significado adaptativo de la convergencia puede residir en el hecho de que las aves canoras evitan a los accipítridos que pasan por encima suyo y es menos probable que defiendan sus nidos. El cuco-drongo *Surniculus lugubris*, se parece al drongo *Dicrurus macrocercus*, no sólo por su plumaje sino también por su cola bifurcada y su peculiar llamada de celo. Se ha hipotetizado que *Surniculus* adquiere ventaja de la intimidación de las aves canoras por parte de los drongos. Un elegante ardid es el utilizado por el coel de la India *Eudynamis scolopacea* para dominar a su huésped, el cuervo *Corvus splendens*. El macho se aproxima al nido huésped, canta intensamente y se deja ahuyentar. Mientras el cuervo es distraído de esta forma, la hembra se desliza con rapidez y deposita su huevo.

Los cucos están bien adaptados para insertar sus huevos a salvo en los nidos huésped. La hembra presenta una cloaca desusadamente extrusible, que funciona como el ovipositor de un insecto, lo que le permite dejar caer los huevos en los orificios y grietas que ocupan los huéspedes menores, pero que son demasiado pequeños para permitirle el paso a ella. Las cáscaras de los huevos son típicamente más gruesas que en el caso de la mayoría de aves, evidentemente para reducir el peli-

gro de rotura cuando se dejan caer en los nidos. en lugar de ser puestos.

El mimetismo del huevo en los cucos es una regla, así como en la mayor parte de los otros parásitos de las crías. Los huevos son parecidos en cuanto a tamaño, a los de los huéspedes, lo que implica que sean desproporcionadamente pequeños en relación al tamaño del cuerpo de la madre. Esta reducción tiene una dualidad de funciones, pues permite un aumento del número de huevos puestos durante la estación. Por ejemplo, se observó a una hembra de cuco europeo que puso un total de 61 huevos durante cuatro épocas de celo, 58 de los cuales lo fueron en los nidos de una sola especie huésped, la bisbita común *Anthus pratensis*. Los huevos de los parásitos de las crías también tienden a parecerse a los de los huéspedes en cuanto al color. En el caso del cuco europeo, el mimetismo cromático se da de una forma que aún presenta un misterio científico de primera categoría. Cada hembra de una población pertenece a lo que los ornitólogos denominan *gens* (pl. *gentes*) todos los miembros de las cuales depositan sus huevos principalmente en los nidos de una sola especie huésped. Lo que es incluso más notable, los huevos de una *gens* se parecen a los del huésped en cuanto a tamaño y color. Así pues, las poblaciones locales del cuco europeo están divididas en «razas de huéspedes» coexistentes en base tanto al comportamiento, como a la morfología del huevo. Los principales huéspedes de las tres *gentes* que se hallan juntas en Finlandia, por ejemplo, son el colirrojo real *Phoenicurus phoenicurus*, que pone huevos azules y sin motear; el pinzón real *Fringilla montifringilla*, con huevos azul pálido cubiertos de grandes motas rojizas; y la lavandera blanca *Motacilla alba*, cuyos huevos son blancos y veteados de gris. Podría parecer que las *gentes* se mantienen en un aislamiento genético parcial, con preferencia por parte de las hembras individuales hacia los huéspedes pertenecientes a la especie que las crió. Quizás esta elección esté basada en la huella dejada en la joven ave cuando aún se hallaba en el nido. Pero el problema se ve complicado por el hecho de que un solo macho, a veces se aparea con hembras pertenecientes a más de una *gens*. No se conoce ningún mecanismo genético por el que el mimetismo del huevo pueda mantenerse dentro de líneas femeninas, a no ser que los genes que controlan su color y tamaño estén localizados en el cromosoma desemparejado. En las aves, a diferencia de lo que ocurre en *Drosophila* y el hombre, es la hembra quien presenta el par de cromosomas desapareados.

Al nacer, el joven cuco usualmente elimina los huevos y compañeros de nido de sus huéspedes, quedándose con todo el nido para él solo. Cuando uno de estos huevos o compañeros de nido presionan sobre el dorso de *Cuculus* durante los días primero o segundo de su vida, la pequeña ave asciende por el borde del nido y lo arroja fuera. Los jóvenes guías de miel *Indicator* están dotados de afilados ganchos en los extremos de las mandíbulas, de los que se valen para herir y matar a los compañeros de nido huéspedes (véase la figura 17-5). En dos especies de cucos, *Clamator glandarius* y el coel *Eudynamys scolopacea*, los jóvenes también se parecen a los del huésped. En ambos casos, las especies huésped son córvidos, aves relativamente grandes, y los jóvenes parásitos son criados en compañía de los huéspedes. El significado del mimetismo parece ser que, cuando los padres huésped tienen la oportunidad de examinar a más de una joven ave visualmente, es probable que expulsen al parásito como el miembro sin pareja del grupo. Evidencias adicionales que refuerzan la hipótesis del mimetismo en los cucos, son la naturaleza de la variación geográfica en el coel. En Asia, los jóvenes coeles están cubiertos por un plumaje que se parece al de los cuervos inmaduros con los que viven. Pero en Australia, donde estas aves parasitan a melífagos y a alondras urraca, y expulsan al joven huésped del nido, los jóvenes parásitos no son miméticos. Sus colores son como los de la hembra coel adulta.

Sin duda alguna, un mimetismo de un orden superior de precisión es el mostrado por los jóvenes de *Hypochera funerea* y pájaros viuda de África. Los polluelos presentan las distintivas guías de alimentación de los jóvenes huéspedes, que son un modelo particular de manchas coloreadas en las líneas de la boca, combinadas con dos tubérculos esféricos localizados en las comisuras. Cuando los polluelos abren la boca en la postura de solicitación, los tubérculos sobresalen de forma tan conspicua que en un principio se pensó que eran luminiscentes. La especie huésped construye nidos globulares con oscuros interiores. Cuando los padres penetran en tales estructuras para alimentar a los polluelos, los tubérculos son como bombillas a medio encender que guían sus esfuerzos hacia las abiertas bocas. El parecido es probable que no se deba, sin embargo, a la convergencia evolutiva. Las especies parásitas Viduinae están muy próximas a las especies huésped, y parece más probable que las guías de la alimentación fueran poseídas por sus antepasados en libertad, sirviendo de preadaptación para ayudar a la evolución hacia el parasitismo.

El posible origen evolutivo del parasitismo de las guías puede inferirse comparando las especies parásitas con sus parientes más cercanos en libertad, los enmantecados de las zonas tropicales del Nuevo Mundo son especialmente informativos en este sentido. Cinco especies son parásitas de otros ictéridos y pequeños paseriformes. Una quinta, el enmantecado *Molothrus badius*, podría constituir el puente de conexión con los antecesores no parásitos. Normalmente usa los nidos de otras aves, aun cuando todavía incube sus propios huevos y críe a los jóvenes hasta la madurez. A veces intentan construir sus propios nidos, pero sólo tienen éxito de forma parcial. El paso siguiente aparentemente probable en la filogenia de esta especie es el parasitismo facultativo, según el cual las hembras ponen en los nidos de otras especies y dejan que los huéspedes críen a los jóvenes, pero también, y de forma ocasional, construyen nidos por sí mismas. Precisamente esta etapa es la presentada por el enmantecado *Molothrus bonariensis*. El último desarrollo concebible en el parasitismo de las crías, en lo que a aves se refiere, sería la dependencia total de una sola especie huésped, que es el estadio representado por el enmantecado *Molothrus*




Figura 17-5
Parasitismo de nidada en aves. Estos dos dibujos representan los métodos por los que los jóvenes parásitos disponen de la prole de sus huéspedes. A la izquierda, un cuco europeo recién salido del huevo expulsa un huevo del carricero común Acrocephalus scirpaceus. *A la derecha, el indicador gorginegro* Indicator indicator *usa su ganchudo pico para atacar y matar a sus huéspedes compañeros de nido. (De Lack, 1968.)*

rufo-axillaris, cuyo status se hace aún más abigarrado por el hecho de que parasita al único enmantecado que no es parásito, *M. badius.*

Finalmente, el enmantecado gigante *Scaphidura oryzivora* de las Américas Central y del Sur, ha evolucionado según una línea que lo ha apartado del parasitismo y lo ha precipitado hacia una simbiosis mutualista con sus huéspedes. La trayectoria completa de *Scaphidura,* dilucidada hasta el más mínimo detalle por Neal G. Smith (1968), es el ejemplo más complejo de simbiosis social conocido en los vertebrados. Está basado en el polimorfismo entre las hembras, combinado con la presencia o ausencia de la protección proporcionada a los huéspedes por los insectos sociales. *S. oryzivora* depende de las oropéndolas y caciques que anidan en colonias y pertenecen a la familia de los Icteridae. Pueden distinguirse cinco clases de hembras de *S. oryzivora,* según la coloración de los huevos y la elección de los huéspedes; tres formas miméticas de oropéndolas pertenecientes a los géneros *Zarhychus, Psarocolius* y *Gymnostinops,* otra mimética del cacique *Cacicus,* y las «descargadoras», que ponen huevos no miméticos de una forma general ictérida (véase la figura 17-6). Las hembras que ponen huevos miméticos parecidos a los de un huésped ictérido determinado, constituyen una *gens* comparable a las unidades específicas de los huéspedes, descritos antes en el cuco europeo. Pero los enmantecados gigantes llegan más lejos que los cucos, pues sus huevos son auténticos no sólo para una especie huésped en particular, sino para la población local con la que conviven estas aves. Las hembras que producen huevos miméticos son de comportamiento tímido. Acechan las colonias huésped y esperan hasta que un huésped hembra deja el nido, para insertar en él un solo huevo. Las descargadoras, en contraste, son agresivas, expulsan a las hembras huésped y depositan de dos a cinco huevos en cada nido. De forma simétrica, las oropéndolas y los caciques son polimórficos en su respuesta hacia los enmantecados gigantes. Los adultos de las poblaciones «discriminatorias» rechazan cualquier huevo de enmantecado que no sea estrictamente mimético, mientras que los de poblaciones «no discriminatorias» aceptan huevos que varían en cuanto a color, tamaño y dibujo.

Para comprender el significado de esta espectacular variación tanto en las poblaciones de parásitos como en las de huéspedes, debemos fijarnos en un enemigo común de ambas, los estros del género *Philornis.* Estos insectos infestan muchos de los nidos de ictéridos, alojándose en los tejidos musculares de los polluelos y matando a muchos de ellos. Oropéndolas y caciques han «descubierto» dos formas de reducir los ataques de los estros. Construyendo sus nidos cerca de las grandes colonias de avispas sociales *(Protopolybia* y *Stelopolybia)* y abejas sin aguijón *(Trigona),* obteniendo las aves para sus jóvenes, protección de alguna forma. Estos insectos sociales repelen a los estros de una manera que aún no ha sido dilucidada. El segundo sistema de protección disponible para las aves es el de ser «parasitadas» por los enmantecados. Lo que es casi increíble, las oropéndolas y caciques que anidan lejos de la protección de avispas y abejas, y por tanto, expuestos a los ataques de los estros, se ven favorecidos si sus nidos son parasitados por los jóvenes enmantecados. La razón es que los anfitriones asean a sus compañeros de nido, eliminando los huevos y las cresas de los estros. Se protegen a sí mismos atrapando agresivamente cualquier objeto en movimiento, incluyendo a los estros adultos que puedan invadir el nido. El aseo de las plumas, así como el picoteo, son comportamientos únicos en las aves paseriformes altriciales.

Ahora, los elementos esenciales de la cuestión pueden encajarse en conjunto. Las colonias huésped que no tienen la protección de las avispas ni de las abejas, son las no discriminatorias con respecto a los enmantecados; permiten que los huevos de las descargadoras permanezcan en el nido, aumentando de alguna forma su eficacia biológica. Las colonias huésped que disfrutan de la protección de avispas o abejas, ejercen discriminación contra los enmantecados. Los parásitos asociados con ellos han desarrollado un mimetismo de los huevos y un comportamiento tímido, para dominar su resistencia. Todo el conjunto de poblaciones de cada especie de oropéndola y cacique, permanece en una condición polimórfica, debido a la incertidumbre de las situaciones locales o de si la protección contra los estros viene de los insectos o de los enmantecados. Estos últimos, a su vez, mantienen su propio polimorfismo como una estrategia mixta que toma la máxima ventaja de sus

huéspedes. En las poblaciones donde avispas y abejas están presentes, los enmantecados no son necesarios y son, por tanto, parásitos; pero donde los insectos faltan, viven en mutualismo con sus huéspedes.

ESCLAVIZACIÓN EN LAS HORMIGAS

Desde que el entomólogo suizo Pierre Huber informara de ella en primer lugar en *Recherches sur les moeurs des fourmis indigènes* (1810), la esclavización en las hormigas ha sido objeto de cuidadosos análisis por parte de los biólogos. La dulosis, tal como se denomina el fenómeno técnicamente en ocasiones, ha surgido seis veces de forma independiente. Dentro de las Myrmicinae, está primitivamente desarrollado en *Leptothorax duloticus,* y es la exclusiva forma de vida en *Harpagoxenus* y *Strongylognathus,* que derivan filogenéticamente de *Leptothorax* y *Tetramorium,* respectivamente. Dentro de las Formicinae, la esclavización se da en *Formica sanguinea* (un complejo de especies, así como en *Polyergus* y *Rossomyrmex,* que derivan de *Formica.* Las incursiones esclavizantes de la mayoría de estas formas son episodios dramáticos en que las obreras salen en columna, penetran por la fuerza en las colonias pertenecientes a otras especies próximas, y llevan a las pupas hacia sus propios nidos. Las pupas pueden llegar a obreras, convirtiéndose en miembros plenamente funcionales de la colonia. Las esclavas simplemente aceptan a sus raptores como hermanas obreras, comportándose como lo harían en sus propios nidos. Las obreras de la mayoría de especies esclavizadoras, en contraste, raras veces, de hacerlo alguna vez, se unen a las congregaciones ordinarias de búsqueda de alimento, construcción del nido y crianza de la prole, cosas que dejan para las esclavas.

Charles Darwin se fascinó con las implicaciones de la esclavización de las hormigas. En *The Origin of Species,* fue el primero en esbozar la hipótesis de cómo se originó el comportamiento en la evolución. Propuso que la especie ancestral empezó a efectuar ataques a otros tipos de hormigas para obtener sus pupas como alimento. Algunas de las pupas sobrevivieron en las cámaras de almacenaje el tiempo suficiente como para convertirse en obreras adultas, y aceptaron a sus captores como compañeros de nido. Esta fortuita adición a la fuerza obrera ayudó a toda la colonia, y en consecuencia se dio una tendencia creciente, impulsada por la selección natural, hacia los asaltos de las nuevas generaciones a otras colonias, con el único propósito de obtener esclavas. Recientemente presenté un esquema alternativo basado en estudios con *Leptothorax* (Wilson, 1974b). Dos especies en libertad del género, *L. ambiguus* y *L. curvispinosus,* atacaron con presteza a otras colonias de la misma u otra especie, expulsaron y mataron a los adultos, y capturaron a la prole, cuando los nidos estaban emplazados con demasiada proximidad. La prole se tolera y se deja llegar a la madurez, quizás debido a que presenta un olor menos distintivo de la colonia. Las obreras recién emergidas de *curvispinosus* se dejan vivir cuando sus raptores también pertenecen a esta especie, pero son asesinadas al cabo de uno o dos días si pertenecen a *ambiguus.* Así pues, la preadaptación hacia la dulosis parece ser una combinación de comportamiento territorial y tolerancia de la prole. Las especies de *Leptothorax* (y probablemente también otras muchas especies) pudieran haberse convertido en esclavizadoras obligadas debido a la mera extensión de sus límites territoriales, llegando a depender de las obreras capturadas de esta forma. Este estadio primitivo es el representado por la rara esclavizadora *L. duloticus* (véase la figura 17-7). Cuando privé a una colonia de *duloticus* de sus esclavas *curvispinosus,* las obreras recuperaron la mayor parte de su comportamiento general, cuidando y limpiando a la prole, manejando materiales del nido, y buscando alimento hasta una extensión limitada. Sin embargo, resultaron ser menos que competentes en la mayoría de tareas, mostrando una fatal carencia de habilidad en obtener y alimentarse con los insectos que constituyen sus presas, así como otros alimentos sólidos. En otros términos, no están aún muy lejos de sus parientes más próximos que viven en libertad dentro del género, pero el deterioro de su comportamiento ha progresado lo suficiente como para hacerlas parásitos obligados.

Aproximadamente el mismo grado evolutivo es el ocupado por *Formica sanguinea,* la especie en que Huber descubriera la dulosis. Estudios más recientes han sido realizados por Dobrzanski (1961, 1965) y Wilson (1971a). Las «hormigas sanguinarias», llamadas así por su tórax de color rojo sanguíneo, así como la cabeza y patas de este mismo color, son muy agresivas y territoriales. No son esclavizadoras obligadas, pues a menudo se hallan colonias sin esclavas, y las hormigas son capaces de vivir indefinidamente por sí mismas en el laboratorio. Las esclavas más comunes pertenecen al grupo *fusca* de *Formica,* incluyendo a *fusca, lemani* y *rufibarbis;* menos explotadas son *gagates, cunicularia, transkaukasica* y *cinerea,* todas las cuales pertenecen también al grupo *fusca* concebido en su sentido más amplio. Por regla general, las colonias de *sanguinea* atacan a las más cercanas a su propio nido, y las preferencias aparentes son mero reflejo de la abundancia local relativa de las especies esclavas. Dos e incluso tres especies esclavas están a veces presentes en un determinado nido de *sanguinea* simultáneamente, y la composición en esclavas puede variar de un año para otro. Cada colonia de *F. sanguinea* realiza como máximo, dos o tres asaltos al año, en julio y agosto, después de que las formas reproductoras hayan dejado el nido en sus vuelos nupciales. En cualquier momento del día, pero usualmente por la mañana, un gran destacamento de obreras abandona el nido y se desplaza en línea recta hacia el nido objetivo de la especie esclava. La reunión de asaltantes es realmente una dispersa falange de varios metros de ancho. Puede atravesar hasta 100 m de distancia. Al llegar al nido que constituye su objetivo, las obreras de *sanguinea* esperan un rato alrededor de la entrada, penetrando después una tras otra. Las obreras residentes usualmente intentan escapar, transportando los huevos, larvas y pupas fuera del nido, para alejarse





Figura 17-6

Parasitismo de nidada por parte del enmantecado gigante Scaphidura oryzivora. *En la fotografía de la izquierda, una hembra parásita entra en el nido de una oropéndola* (Zarhynchus wagleri), *mientras que el huésped está posado en una rama próxima. Este huésped en particular no era discriminador, es decir, un tipo genético que vive en relación mutualista con su enmantecado. En la fotografía derecha puede verse a otro enmantecado hembra examinando el nido de una oropéndola. (Fotografía cortesía de Neal G. Smith.)*

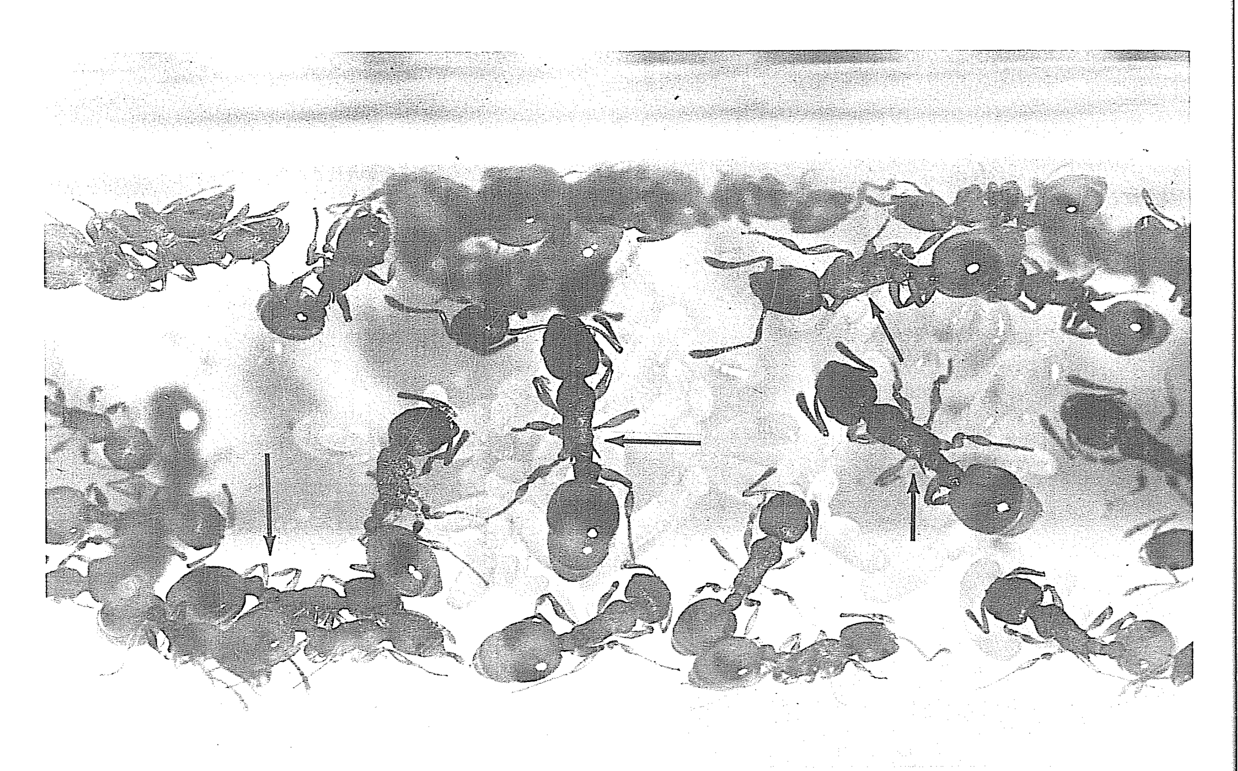


Figura 17-7

Esclavismo en hormigas. Las obreras de la especie esclavizadora Leptothorax duloticus *se indican mediante flechas; las otras obreras de esta fotografía pertenecen a la especie esclava* L. curvispinosus. *También se hallan presentes la prole de ambas especies en todas las fases de desarrollo. La similitud entre la especie esclavizadora y la esclavizada constituye un ejemplo de la regla de la proximidad filogenética que se aplica a la mayoría de tipos de parasitismo social. (De Wilson, 1974b.)*

por el suelo y subiendo a los tallos de hierba cercanos. Sólo son atacadas por las obreras de *sanguinea* cuando ofrecen resistencia hostil. Las asaltantes finalmente regresan a su propio nido transportando a las pupas capturadas.

Las señales de comunicación que activan y orientan las incursiones por parte de las colonias de *sanguinea* y su grupo de hormigas esclavizadoras, han sido identificadas, al menos en parte, por Regnier y Wilson (1971). Hallamos que las obreras de la especie americana *Formica rubicunda,* siguen con presteza los rastros olorosos artificiales constituidos por extractos corporales completos de obreras de *rubicunda,* y aplicados con un cepillo de pelo de camello en el suelo próximo al nido. Cuando los rastros fueron dejados lejos de la entrada del mismo por la tarde, en los momentos en que usualmente se producen los asaltos, las obreras de *rubicunda* mostraron un comportamiento que no se podía distinguir de las salidas al asalto ordinarias. Corrían fuera del nido y a lo largo del rastro de forma excitada, y cuando se presentaban con frag-

mentos de colonias de especies esclavas *(F. subsericea)*, luchaban con las obreras y se llevaban las pupas a su nido. Parece probable que bajo circunstancias normales, exploradoras solitarias de *rubicunda* dejen pistas olorosas desde los nidos objetivo de esclavas que descubren, hasta el suyo propio, y los asaltos se producen cuando las compañeras de nido siguen las pistas en sentido inverso. Este es, evidentemente, el sistema general de comunicación entre las hormigas esclavizadoras. Hay evidencias poderosas que se han aducido para indicar su existencia en *Harpagoxenus* y *Leptothorax* (Wesson, 1939, 1940), así como en *Polyergus* (Talbot, 1967). La tendencia de las obreras de *F. sanguinea* a agruparse en «falanges» durante sus marchas externas no interfiere en esta interpretación; pudieran estar implicadas varias pistas olorosas, alrededor de los cuales la orientación distaría de ser perfecta.

La biología general y el comportamiento de asalto de *Formica subintegra*, una representante americana del grupo *sanguinea*, han sido estudiados por Wheeler (1910), así como por Talbot y Kennedy (1940). Estos últimos investigadores, estableciendo una crónica a través de muchos veranos sobre una población de la isla de Gibraltar, en el lago Erie, hallaron que el asalto es mucho más frecuente que en el caso de *sanguinea*. Algunas colonias lo efectuaron a diario durante semanas, dirigiéndose en una cualquiera de varias direcciones en un día dado. Ocasionalmente, los saqueos proseguían durante la noche, en cuyo caso las obreras de *subintegra* permanecían en el nido desvalijado hasta el día siguiente, en que regresaban al suyo. Regnier y Wilson (1971) descubrieron que cada obrera de *subintegra* posee una glándula de Dufour grotescamente hipertrofiada, que contiene aproximadamente 700 microgramos de una mezcla de decil, dodecil y tetradecil acetatos (véase la figura 17-8). Estas sustancias son esparcidas por las colonias defendidas durante los asaltos. Actúan, al menos en parte, como «sustancias de propaganda», pues ayudan a alarmar y dispersar a las obreras que se defienden. Los acetatos están de hecho idealmente diseñados para este propósito, de acuerdo con las «reglas de la evolución» de las feromonas descritas en el capítulo 10. Presentando un peso molecular superior al de las sustancias de alarma ordinarias, se evaporan a una proporción inferior, ejerciendo sus efectos durante períodos de tiempo más prolongados. El superior tamaño de las moléculas también proporciona a los acetatos el potencial para umbrales de respuesta inferiores, aun cuando esta posibilidad no haya sido experimentalmente comprobada. Las obreras de *subintegra* no se ven adversamente afectadas por los olores de sus propios acetatos. Son atraídas y excitadas por estas sustancias, lo que constituyen las respuestas necesarias para ejecutar con éxito los asaltos esclavizadores. El descubrimiento de las sustancias de propaganda parece ser que resuelve el rompecabezas propuesto por primera vez por Huber en 1810, en el sentido de la rapidez con que las colonias de las especies de esclavas se rinden a las asaltantes. Huber lo expresó así; «Uno de los rasgos principales de las guerras perdidas por *F. fusca* parece ser un miedo excitante, siendo tan intenso este efecto que jamás vuelven a los nidos acosados, incluso cuando las opresoras *(F. sanguinea)* ya se han retirado a sus propios nidos; quizás se den cuenta de que nunca podrían estar a salvo, estando continuamente expuestas a nuevos ataques por parte de sus aborrecidos visitantes». El miedo se debe evidentemente a la perversión por parte de las esclavizadoras, de la normal comunicación química usada por las esclavas en sus propios nidos.

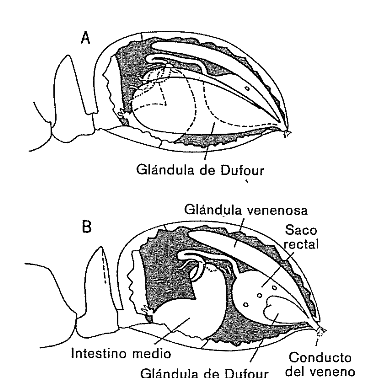


Figura 17-8

Fuente glandular de las sustancias de propaganda en una hormiga esclavizadora. El abdomen de la obrera de Formica subintegra, *mostrado en el diagrama* (A), *está parcialmente hipertrofiado por la glándula de Dufour, que lleva grandes cantidades de acetatos capaces de alarmar y dispersar a las colonias de especies esclavas. El abdomen de* F. subsericea, *un miembro más tropical del género, puede verse en* (B). *(De Regnier y Wilson, 1971.)*

Las ocho especies del género del Viejo Mundo *Strongylognathus* presentan toda la transición, desde la esclavización hasta el completo inquilinismo. A partir de las primeras observaciones realizadas por Forel (1874), este género totalmente parásito de hormigas ha sido intensivamente estudiado por muchos autores, entre los cuales los más recientes y cuidadosos son los de Kutter (1923, 1969) y Pisarski (1966). *Strongylognathus* es un género muy próximo a *Tetramorium*, y sus especies esclavizan a los miembros del segundo. La especie más favorecida de esclavas es *T. caespitum*, una de las especies de hormigas más abundantes y ampliamente extendidas de Europa. *S. alpinus* presenta un ciclo vital más o menos típico en la mayoría de especies de *Strongylognathus*. Se halla en un nivel evolutivo menos avanzado que el de *Harpagoxenus*, en el especial sentido de que el comportamiento de sus obreras es menos degenerado. Las obreras, como las de las especies más parásitas, no buscan alimento ni cuidan de las formas inmaduras; no obstante, aún se alimentan por sí mismas y ayudan

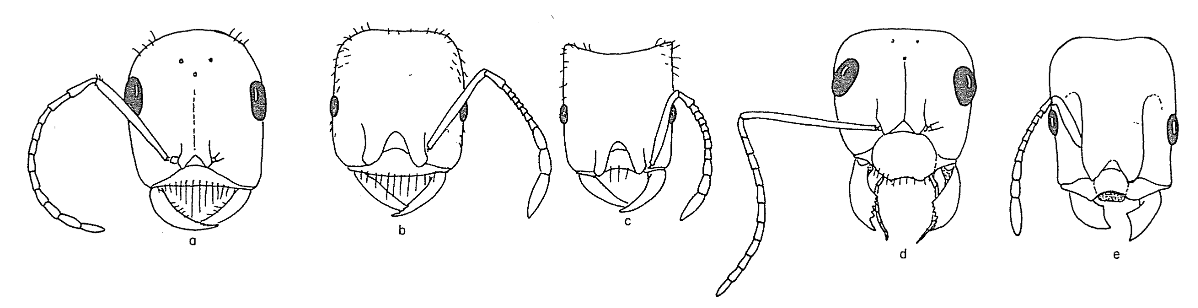


Figura 17-9
Cabezas de obreras de las cinco especies de hormigas dulóticas, mostrando diversos grados de modificación mandibular para la lucha, durante los asaltos para hacer esclavas: (a) Polyergus rufescens, (b) Strongylognathus alpinus, *y* (c) S. testaceus, *presentan mandíbulas en forma de sable utilizadas para cercenar los exoesqueletos de sus víctimas;* (d) Formica sanguinea, *esclavizadora facultativa cuyas obreras aún ejecutan trabajos normales en sus propios nidos, presenta mandíbulas sin modificar, con un completo conjunto de dientes en el borde de presión;* (e) Harpagoxenus sublaevis *presenta mandíbulas agudas en forma de tenazas, para arañar y cortar los miembros de sus oponentes. (De Kutter, 1969.)*

en la construcción del nido. Las incursiones de *alpinus* son notoriamente difíciles de observar. Se producen por la noche y en su mayor parte, mediante galerías subterráneas. Las obreras de *alpinus* están acompañadas por esclavas de *T. caespitum*, que en consecuencia con la agresiva naturaleza de sus especies, participan en todas las fases de la incursión. La lucha contra la colonia objetivo es total: la reina y los elementos reproductores alados son asesinados, y toda la prole, así como las obreras sobrevivientes, son llevadas e incorporadas a la colonia mixta. Esta unión de adultos no debiera ser tan sorprendente teniendo en cuenta que las colonias de *T. caespitum*, incluso en ausencia de *Strongylognathus*, desarrollan batallas que a menudo terminan con la fusión de colonias. Las obreras de *S. alpinus* están bien equipadas para las luchas letales. Al igual que muchas otras especies de hormigas dulóticas y parásitas, poseen mandíbulas ganchudas adaptadas para cercenar las cabezas de las víctimas que se les resisten (véase la figura 17-9). El sistema de multiplicación de la colonia aún no se conoce, pero al menos está claro que la reina huésped es eliminada durante el proceso.

Un miembro del género, *Strongylognathus testaceus*, ha completado la transición hacia un inquilinismo completo. La reina de *Tetramorium* es tolerada y vive al lado de la de *S. testaceus*. Hay menos *testaceus* que obreras huésped, situación usual hallada en especies dulóticas avanzadas. Las obreras de *testaceus* no se inmiscuyen en las tareas ordinarias de mantenimiento de la morada, dependiendo por completo de los huéspedes en cuanto a manutención. Pero el hecho clave es que tampoco se involucran en las incursiones esclavizadoras. De algún modo, la capacidad de reproducción de la reina huésped se ve reducida. Sólo la reina de *S. testaceus* tiene el privilegio de producir ambas castas. No obstante, la presencia de las reinas de *Tetramorium* permite a las colonias mixtas alcanzar un gran número. Wasmann halló una compuesta por 15 000 ó 20 000 obreras de *Tetramorium* y varios miles de obreras de *Strongylognathus*. La prole estaba principalmente compuesta por pupas de reinas y machos de la especie inquilina. Es evidente que *S. testaceus* se halla en una etapa de evolución parasítica a sólo un paso más allá de la *S. alpinus*. La casta de las obreras en *testaceus* ha sido retenida, presentando aún las mandíbulas asesinas que datan del pasado dulótico de la especie, pero evidentemente ha perdido todas sus funciones primarias y se halla en camino de reducirse en número. Probablemente, *S. testaceus* está reduciendo la casta de las obreras, paso final que daría la especie hacia el rango de un inquilinato extremo.

INQUILINISMO EN LAS HORMIGAS

Hemos visto que el inquilinismo total, donde el parásito social depende de su huésped a lo largo de su ciclo vital, puede alcanzarse a través de diversos procesos evolutivos. Esta información puede verse resumida en el diagrama de la figura 17-10. Una vez que una especie entra en el naufragio evolutivo final del inquilinismo, parece evolucionar rápidamente hacia un estado de abyecta dependencia de la especie huésped. Adquiere un creciente número de rasgos que, juntos, constituyen el «síndrome del inquilino». Se pierde la casta de las obreras, y la reina tiende a ser reemplazada por intercastas fértiles reina-obrera denominadas ergatóginas. Si la reina persiste, tanto ella como el macho se reducen de tamaño, a menudo de forma dramática, por lo que en algunas especies, incluyendo a *Teleutomyrmex schneideri*, *Aporomyrmex ampeloni* y *Plagiolepis xene*, la reina es auténticamente menor que la casta de las obreras de la especie huésped. El macho se desarrolla hasta

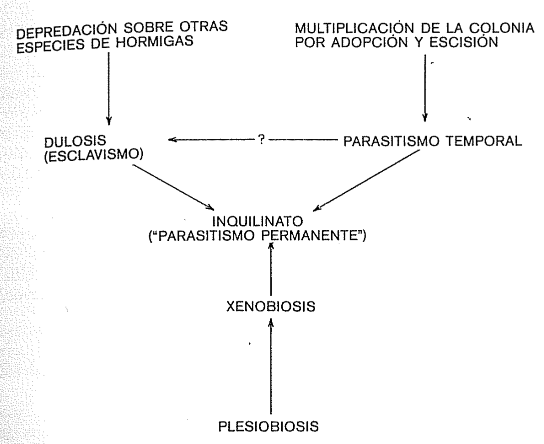


Figura 17-10
Vías evolutivas del parasitismo social en las hormigas. (De Wilson, 1971a.)

adoptar una forma similar a la de las pupas: su cuerpo se engrosa, las articulaciones del pecíolo y postpecíolo se ensanchan, los genitales llegan a estar permanentemente proyectados, la cutícula adelgaza y pierde pigmento, y las alas se reducen o desaparecen. El apareamiento a menudo tiene lugar en el nido, y la distancia de dispersión de la reina fecundada es limitada. Probablemente como resultado de la supresión del vuelo nupcial, o quizás como su causa, las poblaciones de especies inquilinas se ven característicamente fragmentadas y de incidencia muy local. Las estructuras anatómicas se reducen y simplifican por todo el cuerpo: las nerviaciones de las alas se pierden de forma parcial, los segmentos de las antenas reducen su número por fusión, y las piezas bucales se simplifican y debilitan. Muchas de las glándulas exocrinas se ven disminuidas o se pierden, incluyendo a algunas de las empleadas en la comunicación química por otras especies en libertad. El sistema nervioso central se reduce en tamaño y complejidad, y el repertorio del comportamiento se estrecha drásticamente. Los parásitos dependen cada vez más de su habilidad para atraer a las obreras huésped y engañarlas gracias a la donación de alimento líquido por regurgitación.

El decaimiento morfológico y del comportamiento, de naturaleza evidentemente irreversible, ha sido documentado paso a paso en la comparación de especies a lo largo de muchos géneros de hormigas. La secuencia avanza desde los principios del estado de inquilinato, como en los géneros *Kyidris* (Wilson y Brown, 1956) y *Strongylognathus* (Kutter, 1969), pasando por condiciones intermedias en que la casta de las obreras está en trance de perderse, como en los miembros parásitos del género *Plagiolepis* (Le Masne, 1956a; Passera, 1968), hasta llegar a las especies más abigarradas y degeneradas que carecen por completo de obreras. En la última categoría puede situarse a *Teleutomyrmex schneideri,* que quizás ostente el título de parásito social «máximo». Esta notable especie fue descubierta por Kutter (1950) en Saas-Fee, un aislado valle de los Alpes suizos cerca de Zermatt. Su comportamiento ha sido estudiado por Stumper (1950) y Kutter (1969), su neuroanatomía por Brun (1952), y su anatomía general e histología por Gösswald (1953). *T. schneideri* parasita a *Tetramorium caespitum*. Como muchas otras especies inquilinas, está más próxima a sus huéspedes que a cualquier otro miembro de la fauna de las hormigas a la que pertenece. Esta tendencia del parasitismo social en las hormigas se llama a menudo «regla de Emery», en reconocimiento de la primera formulación por parte del mirmecólogo italiano Carlo Emery, en 1909. De hecho, *Teleutomyrmex schneideri* podría haber derivado directamente de una rama de *Tetramorium caespitum* de vida libre temporal, pues esta última forma es el único miembro no parásito de la tribu de Tetramoriini que se sabe que en la actualidad es nativa de Europa Central. La figura 17-11 presenta una hipótesis sobre el origen de ésta y otras especies, ejemplificando la regla de Emery en términos de la teoría moderna sobre la especiación geográfica.

Es difícil concebir ningún estadio de parasitismo social más avanzado que el que ha alcanzado actualmente *Teleutomyrmex*. La especie, que no presenta casta de obreras, vive exclusivamente en los nidos de sus huéspedes. Las reinas, que en nada contribuyen al trabajo de la colonia, son pequeñas en compa-

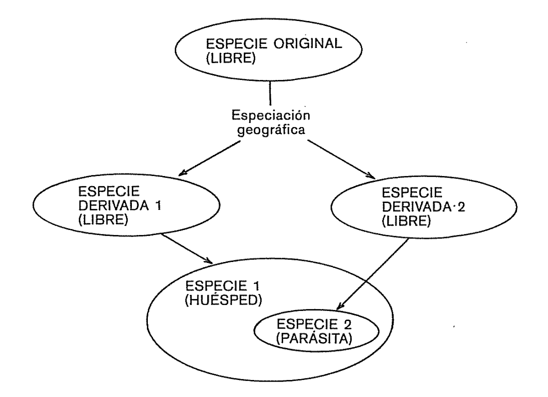


Figura 17-11
Origen evolutivo de las especies socialmente parásitas. Este diagrama representa los pasos por los que puede originarse una especie parásita, y llegar a vivir como un parásito social con su pariente vivo más próximo, de acuerdo con la regla de Emery. (De Wilson, 1971a.)

ración a las de otras hormigas, especialmente tetramoriinas, con un promedio de sólo 2,5 mm de longitud. Son únicas entre todos los insectos sociales conocidos por su calidad de ectoparásitos, lo que significa que pasan buena parte de su tiempo sobre los dorsos de sus huéspedes (véase la figura 17-12). La anatomía de la reina de *Teleutomyrmex* está espectacularmente modificada para adaptarse a este peculiar hábitat. La superficie ventral de la gran parte terminal del cuerpo es muy cóncava, permitiendo a los parásitos apretarse contra los cuerpos de los huéspedes. Los ganchos tarsales y los ariolos son desusadamente grandes, permitiendo a los parásitos asegurar una fuerte presión sobre la suave superficie de quitina de los huéspedes. Las reinas presentan una marcada tendencia a asirse a los objetos, muy al contrario de lo que muestran las otras hormigas. Dada una opción, se situarán ellas mismas sobre el cuerpo de la reina huésped, ya sea en el tórax o en el abdomen. Privadas de la reina del nido, apresarán a una reina virgen de *Tetramorium*, o a una obrera, o a una pupa, e incluso a una reina u obreras muertas. Stumper observó un caso en el que ocho reinas de *Teleutomyrmex* apresaron simultáneamente a una de *Tetramorium*, inmovilizándola por completo. Los parásitos evidentemente reciben su nutrición del alimento líquido regurgitado por las obreras. Cada reina pone sus huevos a un promedio de uno cada 30 segundos. Las colonias de *Tetramorium* infestadas son menores que las libres de *Teleutomyrmex* en las mismas localidades, pero aún contienen miles de obreras y parecen funcionar con normalidad. La única reina huésped que se halla en cada nido continúa poniendo huevos,

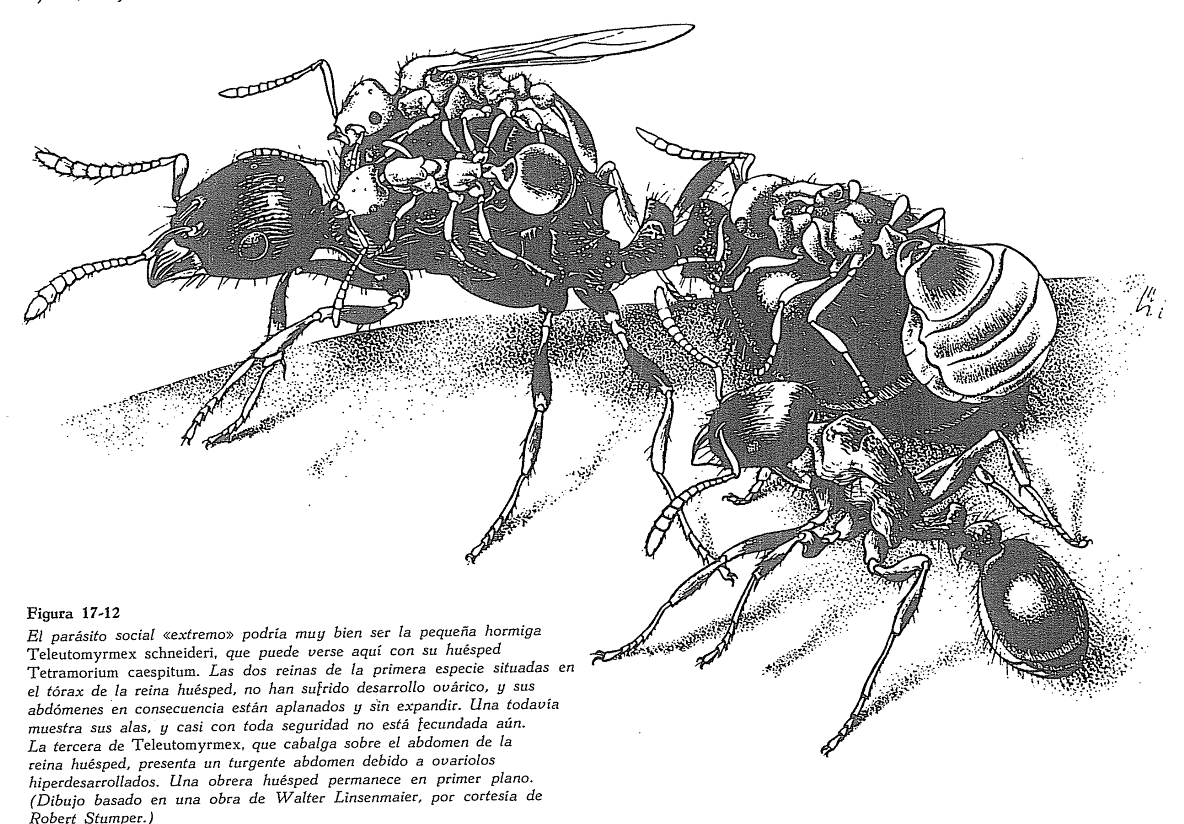


Figura 17-12
El parásito social «extremo» podría muy bien ser la pequeña hormiga Teleutomyrmex schneideri, *que puede verse aquí con su huésped* Tetramorium caespitum. *Las dos reinas de la primera especie situadas en el tórax de la reina huésped, no han sufrido desarrollo ovárico, y sus abdómenes en consecuencia están aplanados y sin expandir. Una todavía muestra sus alas, y casi con toda seguridad no está fecundada aún. La tercera de* Teleutomyrmex, *que cabalga sobre el abdomen de la reina huésped, presenta un turgente abdomen debido a ovariolos hiperdesarrollados. Una obrera huésped permanece en primer plano. (Dibujo basado en una obra de Walter Linsenmaier, por cortesía de Robert Stumper.)*

pero las larvas resultantes no pueden convertirse en ninguna otra casta que no sea la de obreras. Esta «castración» reproductora de la colonia huésped ha sido reportada en otras hormigas parásitas que toleran a las reinas huésped. La ventaja que para las parásitas representa mantener a las reinas huésped vivas, en tanto que sólo produzcan obreras, es clara, pues prolongan la sobrevivencia y aumentan la tasa reproductora de las parásitas. El mecanismo fisiológico de la castración aún no se conoce.

La reina de *Teleutomyrmex* ha sufrido un extensivo deterioro morfológico relacionado con su total dependencia del sistema social de *Tetramorium*. Las glándulas labiales y postfaríngeas se han reducido, y las maxilares y metapleurales han desaparecido por completo. El integumento es delgado y está menos pigmentado y esculpido que el de *Tetramorium*. Como resultado de estas reducciones, las reinas son brillantes y oscuras, apariencia que contrasta con el opaco pardo-negruzco de las huéspedes. El aguijón y el aparato venenoso están disminuidos; las mandíbulas están tan degeneradas que los parásitos casi con toda certeza, no pueden asegurarse el alimento por sí mismos; los ganglios cerebroides son muy pequeños, y los restantes, del 9 al 13, están fusionados en una sola pieza; y así sucesivamente. En esencia, el ciclo vital de *Teleutomyrmex schneideri* se parece al de otros casos extremos conocidos de hormigas parásitas. El apareamiento tiene lugar dentro del nido huésped. Las reinas fecundadas entonces pierden las alas y se unen a la reducida fuerza de ovipositoras, o bien se alejan volando en busca de un nuevo nido de *Tetramorium* que invadir. Esta restricción reproductiva sin duda contribuye al hecho de que *Teleutomyrmex schneideri* es una de las más raras y localmente distribuidas especie de insectos de todo el mundo.

INCIDENCIA GENERAL DEL PARASITISMO SOCIAL EN LOS INSECTOS

El parasitismo social en los insectos sociales superiores, está en su mayor parte confinado a las zonas templadas, en particular a las partes más frías de los Estados Unidos, Canadá, Europa, y a Asia, Sudáfrica y centro de Argentina. Se han conseguido unas pocas especies de hormigas inquilinas en los trópicos, como por ejemplo la parásita extrema carente de obreras *Anergatides kohli* del Congo, y los extraños miembros postxenobióticos del género *Kyidris*, en Nueva Guinea y Madagascar. A partir sólo de las evidencias morfológicas, numerosas especies africanas y asiáticas del género *Crematogaster*, y de los subgéneros *Atopogyne* y *Oxygyne*, es probable que sean parásitos sociales temporales (Wheeler, 1925). Lo mismo puede decirse de *Azteca aurita* y *A. fiebrigi* en los trópicos del Nuevo Mundo, y de todas las especies de *Rhoptromyrmex*, ampliamente extendidas en Sudáfrica, Asia, Nueva Guinea y Australia (Brown, 1964). También se han descubierto especies inquilinas de abejas alodapinas en África Oriental, Malaya y Australia (Michener, 1970). Incluso así, la gran mayoría de parásitos sociales comprobados se hallan en climas fríos. La disparidad es demasiado grande como para poderse atribuir a diferencias en el cuidado de la recolección. Además, un desproporcionado número de hormigas parásitas es el registrado en regiones áridas y montañosas. Se han descubierto numerosas especies en los Alpes, con no menos de seis sólo en el pequeño valle de Saas-Fee, mientras que la mayoría de los inquilinos norteamericanos descritos ocupan limitadas distribuciones en las montañas de Texas, Nuevo México, Colorado y California. Ni una sola especie esclavizadora ha sido descubierta en zonas tropicales o templadas meridionales.

Disponemos de dos hipótesis a tener en cuenta en la riqueza del parasitismo social en climas fríos. Richards (1927a), y más tarde Hamilton (1972), arguyeron que en los abejorros, la preadaptación crucial es la existencia de dos especies estrechamente relacionadas, una de distribución norteña y otra sureña. Cuando la especie sureña penetra en la zona de distribución de la otra, tenderá primeramente a emerger en primavera más tarde que la norteña, dentro de la zona de solapamiento. Una segunda condición previa que ha sido bien documentada en algunas especies de *Bombus*, así como en las avispas sociales de los géneros *Polistes* y *Vespa*, es la tendencia de las reinas hacia la invasión de colonias de su propia especie. Dada una disponibilidad de una especie muy próxima que ya tiene colonias bien desarrolladas, y que en las fases iniciales de la invasión de la zona de distribución también es más abundante, pudiera existir una tendencia del invasor a evolucionar en la dirección de un parasitismo interespecífico. A medida que el parasitismo avanza desde un estadio facultativo temporal hacia un inquilinismo completo, la zona de distribución del invasor sureño debería ser totalmente absorbida en la de la especie huésped. Los datos sobre la distribución geográfica y estadios del parasitismo aún son inadecuados, o al menos insuficientemente analizados, como para probar la hipótesis de Richards. El segundo mecanismo, quizás compatible con el primero, fue sugerido por Wilson (1971a). Es posible que las temperaturas más frías faciliten la introducción de reinas parásitas, amortiguando las respuestas de las colonias huésped. Las reinas en cultivos de laboratorio pueden combinarse más fácilmente con grupos de obreras extrañas, si son enfriadas primero hasta la inmovilidad, y luego dejar que aumenten su temperatura todas juntas. En la naturaleza, las reinas parásitas no necesitan esperar al invierno para explotar esta ventaja. Cierto grado de enfriamiento, digamos de 10° a 15 °C, se produce comúnmente durante las frías noches de verano en las regiones montañosas, justo a mediados de la época de los vuelos nupciales.

INFRACCIÓN DEL CÓDIGO

La profunda penetración de los inquilinos en las sociedades de insectos extrañas, se ha conseguido con la ayuda de convergencias fisiológicas y de comportamiento hacia los huéspedes. Los inquilinos han infringido el código de los insectos sociales.

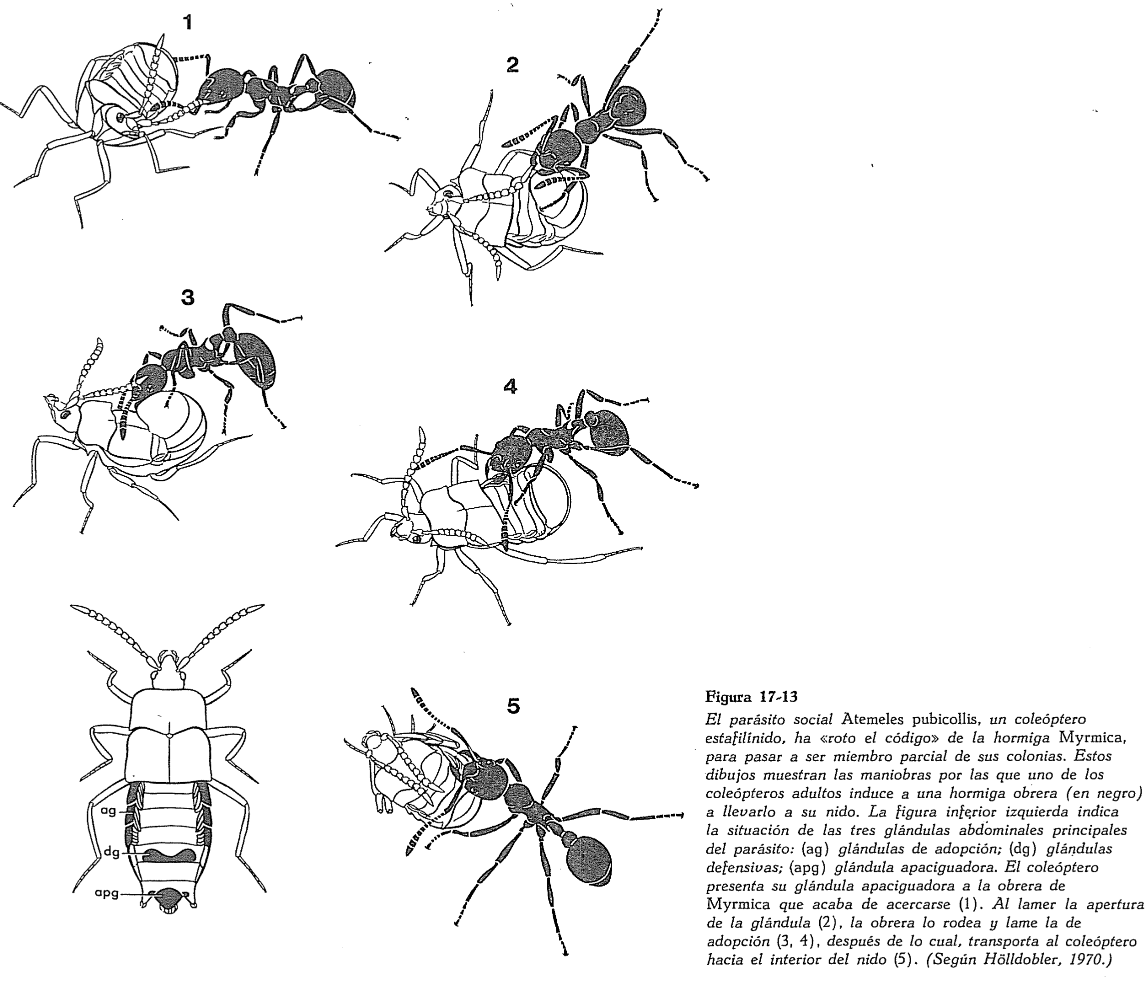


Figura 17-13
El parásito social Atemeles pubicollis, *un coleóptero estafilínido, ha «roto el código» de la hormiga* Myrmica, *para pasar a ser miembro parcial de sus colonias. Estos dibujos muestran las maniobras por las que uno de los coleópteros adultos induce a una hormiga obrera (en negro) a llevarlo a su nido. La figura inferior izquierda indica la situación de las tres glándulas abdominales principales del parásito:* (ag) *glándulas de adopción;* (dg) *glándulas defensivas;* (apg) *glándula apaciguadora. El coleóptero presenta su glándula apaciguadora a la obrera de* Myrmica *que acaba de acercarse* (1). *Al lamer la apertura de la glándula* (2), *la obrera lo rodea y lame la de adopción* (3, 4), *después de lo cual, transporta al coleóptero hacia el interior del nido* (5). *(Según Hölldobler, 1970.)*

En grados variables, las especies parásitas siguen la pista de las colonias huésped, ganan aceptación entre sus miembros y persuaden a las obreras para que las alimenten. El entomólogo que estudia la simbiosis social se enfrenta con una inusitada oportunidad de identificar el conjunto mínimo de señales que mantienen junta a una sociedad de insectos. Debido a que los parásitos comúnmente usan estímulos supernormales, el investigador también tiene más oportunidades de caracterizar las señales desde un punto de vista fisiológico.

Un caso puntero es la elegante serie de experimentos realizados por Bert Hölldobler (1967-1971) con el comportamiento del estafilínido *Atemeles pubicollis,* un inquilino de las colo-

nias de hormigas en Europa. Los *Atemeles* que emigran de una a otra colonia huésped se guían por el olor de las hormigas. Hölldobler halló que los coleópteros no prestan atención a las salidas de los nidos de laboratorio que contienen colonias, mientras las arenas de prueba se mantengan aún en el aire. Pero cuando una débil corriente de aire pasa a través de la colonia en primer lugar, y luego en la dirección de los coleópteros, los *Atemeles* corren en la dirección contraria a la del viento y se congregan alrededor de las salidas del nido. Este conjunto de estímulos se aproxima mucho a los que se encuentran en la naturaleza, donde los coleópteros deben buscar los esparcidos nidos huésped por la superficie del terreno. Moviéndose en contra de las corrientes de aire cargadas de olores, son capaces de orientarse a través de distancias muy superiores que siguiendo sólo los radiantes aromáticos. Hölldobler también descubrió que las preferencias en cuanto a olor de *Atemeles* cambian con la edad. Como Erich Wasmann había enseñado varios años antes, y Hölldobler lo confirmó, los coleópteros migran de los nidos de *Formica* a los de *Myrmica* de seis a diez días después que emerjan de las pupas. A la primavera siguiente, los coleópteros regresan a los nidos de *Formica*, donde se reproducen. La base fisiológica del cambio es muy elemental. Los experimentos de laboratorio revelan que los coleópteros son atraídos por el aire cargado del olor de *Myrmica* más que del de *Formica*, después de la eclosión, pero cuando emergen de la invernación, las preferencias se dirigen hacia *Formica*. El significado adaptativo parece ser la disponibilidad de larvas, que constituyen la presa principal de los coleópteros. *Myrmica* mantiene a las larvas en los nidos a través de finales de otoño, invierno, y principios de primavera, pero *Formica* no. Sin embargo, durante el verano, las mayores colonias de *Formica* proporcionan la fuente más rica de larvas.

La admisión por parte de la colonia huésped se consigue mediante intrincadas maniobras, en las que dos, y a veces tres glándulas exocrinas, entran en juego. Después de alcanzar la entrada del nido, el coleóptero vagabundea alrededor de la misma hasta encontrar a una obrera. Entonces, se voltea para presentar su «glándula de apaciguamiento», localizada en la punta de su abdomen (véase la figura 17-13). La secreción de la misma es, al menos parcialmente, proteica, no conteniendo cantidades apreciables de hidratos de carbono. La hormiga se alimenta con el material, pareciendo tranquilizarse en el proceso. Entonces se dirige hacia las «glándulas de adopción», que también lame. Después de esta segunda colación, la hormiga transporta al coleóptero hacia el interior del nido. Si el ardid falla y *Atemeles* es atacado, es capaz de utilizar secreciones repulsivas que nacen de glándulas defensivas, para mantener alejadas a las hormigas.

Una vez dentro del nido, el coleóptero puede inducir con facilidad a las obreras a que regurgiten alimento. Hölldobler demostró que la única señal requerida es el mínimo estímulo táctil usado por las hormigas. La obrera más susceptible es aquella que ha terminado de comer, y está buscando compañeras de nido con quienes compartir el contenido de su elástico buche. Para atraer su atención, una compañera de nido (o un parásito social como *Atemeles*) sólo tiene que golpear suavemente su cuerpo con las antenas o patas delanteras. Esto provoca que el dador se gire, enfrentándose al individuo que emite la señal. Si es golpeada ligera y repetidamente en el labio, regurgitará. Otras hormigas, ordinariamente usan sus tarsos anteriores, mientras que los adultos de *Atemeles* lo hacen con sus tarsos o con sus antenas. Las larvas de *Atemeles* carecen de extremidades lo bastante largas, y deben curvar las partes frontales de sus cuerpos hacia arriba, empujando sus labios contra los de las hormigas huésped. Incluso estas torpes imitaciones bastan, si los dadores son rellenados con el líquido del buche.

Un sistema más sofisticado para los simbiontes, es el de engañar a las obreras huésped tratándolas como formas particulares inmaduras durante su desarrollo como crías. Las larvas en forma de gusano de *Atemeles* cumplen esto con distinción. Son recogidas por las obreras de *Formica* y colocadas entre las larvas huésped, a las que devoran vorazmente. Hölldobler descubrió que una sustancia asociada por las obreras con su propia prole, puede separarse de los cuerpos de las larvas de los coleópteros. Cuando efectuó una extracción de parásitos en acetona y empapó objetos simulados con la mezcla, éstos se hicieron temporalmente atractivos para las obreras y fueron tratados como formando parte de la prole. Las sustancias son evidentemente segregadas por pares de glándulas localizadas en la superficie superior de cada segmento del cuerpo del parásito.

En resumen, *Atemeles* ha penetrado en la medula de la colonia de hormigas, mediante la producción de no más de dos o tres «seudoferomonas», y de la imitación de dos elementales señales táctiles. Ha tomado ventaja de la relativa impersonalidad de las sociedades de insectos y del estrecho *Umwelt* (ambiente) sensorial de sus huéspedes. Captando la apariencia espectacularmente distinta de tales parásitos, y su comportamiento distintivo, sólo podemos maravillarnos ante la simplicidad de los códigos según los que pueden organizarse estas complejas sociedades. Como Wheeler dijo, «Si nos comportáramos de forma análoga, deberíamos vivir en una auténtica sociedad de Alicia en el País de las Maravillas. Deberíamos complacernos en tener en nuestras casas puercoespines, caimanes, langostas, etc., insistiendo en que se sentaran a nuestras mesas, alimentándolos tan solícitamente a cucharadas, que nuestros hijos se verían abandonados, o crecerían como seres raquíticos e indefensos». La exploración científica del laberíntico mundo de la simbiosis social no ha hecho más que empezar, y los descubrimientos que aún han de efectuarse mantendrán nuestra capacidad de asombrarnos en los tiempos venideros.

Parte III

LAS ESPECIES SOCIALES

Capítulo 18

Los cuatro pináculos de la evolución social

Para visualizar los principales rasgos del comportamiento social en todos los organismos de una vez, desde las medusas hasta el hombre, hay que hallar una paradoja. Primero deberíamos darnos cuenta de que los sistemas sociales se han originado repetidamente de un grupo principal de organismos a otro, alcanzándose grados ampliamente distintos de especialización y complejidad. Hay cuatro grupos que ocupan posiciones más elevadas que los demás: invertebrados coloniales, insectos sociales, mamíferos no humanos y el hombre; ellos presentan cualidades básicas de vida social que son únicas en sí mismas. Aquí está pues la paradoja. Aunque la secuencia que presentamos avance de formas de vida más primitivas y antiguas a otras más avanzadas y recientes, las propiedades clave de la existencia social, incluyendo la cohesión, el altruismo y la cooperación, declinan. Parece como si la evolución social se ralentizara a medida que la constitución corporal de los organismos individuales llega a ser más elaborada.

Los invertebrados coloniales, incluyendo a los corales, medusas, sifonóforos y briozoos, han llegado a estar próximos a producir sociedades perfectas. Los miembros individuales o zooides, como también son denominados, están en muchos casos totalmente subordinados a toda la colonia, no precisamente en cuanto a función, sino más literalmente, a través de uniones físicas estrechas e interdependientes por completo. Tan extrema es la especialización de los miembros y tan meticuloso su ensamblaje según globalidades físicas, que la colonia podría ser calificada propiamente de organismo. Es posible clasificar a las especies de invertebrados coloniales según series evolutivas imperceptiblemente graduadas, desde aquellas que forman racimos de zooides libres y autónomos, hasta otras con colonias que no se pueden distinguir desde un punto de vista funcional de los organismos multicelulares.

Los insectos sociales superiores que incluyen a las hormigas, termes y ciertas avispas y abejas, forman sociedades que distan mucho de ser perfectas. Con toda seguridad, están caracterizadas por castas estériles que se sacrifican al servicio de la reina madre. Además, el comportamiento altruista es prominente y variado. Incluye la regurgitación de los contenidos estomacales para las hambrientas compañeras de nido, y medios de defensa suicidas de la colonia como aguijones que se pierden y abdómenes que estallan, así como otras respuestas especializadas. Las castas están físicamente modificadas para ejecutar particulares funciones, y están ligadas entre sí por estrechas e intrincadas formas de comunicación. Además, los individuos no pueden vivir aparte de la colonia más que durante períodos cortos de tiempo. Pueden reconocer a las castas pero no a los compañeros de nido individuales. En una palabra, la sociedad de insectos está basada en una intimidad impersonal. Pero estas similitudes con las colonias de los invertebrados inferiores están equilibradas por algunas interesantes cualidades de la independencia. Los insectos sociales son entidades físicas separadas. El secreto de sus éxitos reside de hecho en la capacidad de una colonia para enviar separadamente recolectores móviles de alimento, que regresan de forma periódica a casa. Ade-

más, las reinas no siempre son las ovipositoras exclusivas. Las obreras hembras a veces depositan huevos propios en las celdillas de reproducción. Debido a que estos huevos no están fecundados, se convierten en individuos masculinos. Hay muchas pruebas de que en algunas especies de hormigas, abejas y avispas, se produce continuamente una lucha reprimida entre reinas y obreras, por la oportunidad de tener descendencia. El conflicto es abierto algunas veces, en las formas más primitivas. Los grupos de avispas hembras que inician juntas una colonia, luchan por la dominación y los derechos de oviposición que acompañan a la posición alfa. Las perdedoras se comportan como obreras, aunque a veces inserten huevos propios subrepticiamente en celdillas de reproducción vacías. En este caso, hay evidencia de reconocimiento individual. De forma similar, las reinas de los abejorros controlan a sus hijas mediante la agresión, atacándolas en cuanto intentan depositar huevos. Si la reina es apartada de las sociedades relativamente simples de avispas y abejorros, ciertas obreras lucharán entre sí por el derecho a reemplazarla.

La agresividad y la discordia son llevadas mucho más allá en las sociedades de vertebrados, incluyendo a las de mamíferos. El egoísmo rige las relaciones entre los miembros. Se desconocen castas estériles, y los actos de altruismo son poco frecuentes y están dirigidos, de ordinario, hacia la descendencia. Cada miembro de la sociedad es una unidad potencialmente reproductora e independiente. Aun cuando las probabilidades de supervivencia de un animal se vean reducidas si se ve forzado a una existencia en solitario, el formar parte de un grupo no constituye una base imperativa y cotidiana, como en el caso de los invertebrados coloniales y los insectos sociales. Cada miembro de una sociedad va por sí mismo, explotando al grupo para obtener alimento y refugio, y para criar el mayor número posible de descendientes. La cooperación es por lo común rudimentaria. Representa una concesión por la cual, los miembros son capaces de aumentar su supervivencia personal y las tasas de reproducción por encima de las que se presentarían a partir de una vida en solitario. A los ojos del hombre, la vida en un cardumen de peces o en una tropa de babuinos, es tensa y brutal. Los enfermos y los heridos son de ordinario abandonados allí donde caen, sin mucho más que una pausa en los rutinarios asuntos de comer, descansar y aparearse. La muerte de un macho dominante es usualmente seguida de nada más que un cambio en la jerarquía de dominación, acompañado quizás, como en el caso de langures y leones, del asesinato de los descendientes más jóvenes del líder.

Los seres humanos son esencialmente vertebrados en su estructura social. Pero la han llevado a un nivel de complejidad suficiente como para constituir un cuarto y distinto pináculo de la evolución social. Han roto con las antiguas restricciones de los vertebrados, no mediante una reducción del egoísmo, sino adquiriendo inteligencia para consultar el pasado y planear el futuro. Los seres humanos establecen contratos largamente recordados y se enzarzan provechosamente en actos de altruismo recíproco que pueden espaciarse a través de largos períodos de tiempo, incluso de generaciones. El hombre introduce intuitivamente la selección familiar en los cálculos de estas relaciones. Se preocupa por los vínculos familiares hasta un grado inconcebible en otras especies sociales. Sus transacciones se hacen aún más eficaces merced a un lenguaje sintáctico único. Las sociedades humanas se aproximan a las de los insectos en cuanto a cooperación, excediéndose con mucho en el poder de comunicación. Han invertido la dirección descendente de la evolución social que había prevalecido a lo largo de un billón de años de historia previa de la vida. Desde esta perspectiva, quizás parezca menos sorprendente que la forma humana de organización social haya aparecido sólo una vez, mientras que los otros tres pináculos de evolución han sido escalados repetidas veces por líneas de animales que han evolucionado de forma independiente.

¿Por qué la tendencia dominante ha sido descendente? Debe tener algo que ver con la superior maleabilidad física de los invertebrados inferiores. Debido a que la planificación de su cuerpo es tan elemental, estos animales coloniales como los pólipos del coral y los briozoos, pueden modificarse a grandes rasgos para permitir una real unión física entre sí. Comparados con los insectos y los vertebrados, requieren una menor «rebobinación» en las células nerviosas, menos reencaminamiento de los sistemas circulatorios y otros ajustes de los sistemas orgánicos precisos para coordinar la fisiología colonial. Los hábitos generalmente sedentarios de los zooides les facilitan aún más la fusión. Sin embargo, esta ventaja no es decisiva; algunas de las colonias de invertebrados más elaboradas, incluyendo a las de sifonóforos y taliáceos, son también las más móviles. Su simple construcción corporal también permite a los invertebrados inferiores reproducirse directamente por gemación, produciéndose nuevos individuos a partir de los antiguos. De todas formas, las colonias están compuestas por individuos genéticamente idénticos. Y éste, en el análisis final, es el rasgo más importante de todos. La absoluta identidad genética hace posible la evolución de un altruismo ilimitado. Ésta es ya la base de la extrema especialización y coordinación de las células somáticas y de los órganos, en el cuerpo del metazoo. Los invertebrados coloniales más avanzados han seguido esencialmente el mismo camino, que conduce a los superorganismos cuyos órganos están creados por una modificación de los zooides (véase capítulo 19).

Los insectos no presentan ninguna de las preadaptaciones de los invertebrados inferiores. Sus cuerpos están en muchos aspectos tan complicadamente estructurados como los de los vertebrados, y son completamente móviles. La unión física es imposible. Sin embargo, han producido castas altruistas y grados de integración de la colonia casi tan extremos como nos sea posible imaginar. Me gustaría sugerir que parte de la explicación de este logro es la gran enormidad del tamaño de la muestra. Se han descrito sobre 800 000 especies de insectos, lo que constituye más de las tres cuartas partes de todos los tipos de animales conocidos en nuestro planeta. A finales del Paleozoico, los antepasados de los insectos actuales se conta-

ban entre los primeros invasores de la tierra firme, y obtuvieron todas las ventajas de esta oportunidad ecológica capital. Mientras los mares y las aguas dulces ya estaban pobladas por representantes de muchos tipos animales, la mayor parte de los cuales se habían originado en el Precámbrico, la tierra firme era como un planeta distinto, llena de vida vegetal y casi desprovista de competidores animales. El resultado fue una radiación adaptativa de especies no igualada antes ni después. El argumento puramente estadístico establece que, fuera de este inmenso conjunto de tipos nuevos, era más probable que surgieran al menos unas pocas formas extremadamente sociales, en comparación, por ejemplo, con las 7000 especies de anélidos o las 5300 especies de estrellas de mar y otros equinodermos. El argumento puede resultar quizás más claro si imaginamos un ejemplo concreto: si la tasa de invención de una sociabilidad avanzada fuera de 10^{-12} por especie y por año para los animales en general, 800 000 especies de insectos la habrían alcanzado con toda certeza muchas veces, sólo por probabilidad, mientras que 10 000 especies pertenecientes a otros tipos nunca hubieran podido hacerlo.

El argumento estadístico gana fuerza si calculamos en base a los números de géneros, familias y taxones superiores, en lugar de hacerlo con referencia a las especies, debido a que estas categorías taxonómicas superiores reflejan grados más fuertes de diferencia ecológica. Un lobo, por ejemplo, representante de la familia Canidae, difiere más en ecología que un ciervo (familia Cervidae) de lo que lo hace con otros cánidos, como zorros y perros salvajes. La muy extensiva radiación de los insectos ha hecho más probable que haya surgido al menos un grupo entero de especies especialmente predispuesto hacia una sociabilidad. Un grupo así puede, de hecho, ser identificado; se trata del orden Hymenoptera, compuesto por hormigas, abejas y avispas. Aunque constituyen tan sólo el 12 % de las especies de insectos vivientes, los himenópteros mantienen casi un monopolio sobre la existencia social superior. La eusocialidad, condición marcada por la posesión de castas estériles, se ha originado dentro de este orden en al menos once ocasiones distintas, una vez en los antepasados de los termes, y en ningún otro grupo conocido de insectos. Este hecho notable nos remonta al factor contrarrestante del parentesco. Debido a la forma haplodiploide de herencia del sexo (que se explicará en el capítulo 20), las hembras de los himenópteros están más estrechamente relacionadas con sus hermanas que con sus hijas. Así pues, permaneciendo iguales todas las otras circunstancias, es genéticamente más ventajoso pertenecer a una casta estéril y criar a las hermanas, que funcionar como un reproductor independiente. Los himenópteros presentan otros rasgos preadaptativos que facilitan el origen de la vida social, incluyendo la tendencia a construir nidos, una vida prolongada y la habilidad para volver al hogar; pero las desviaciones de la haplodiploidía sigue siendo el único rasgo que poseen en exclusiva. Incluso así, el máximo grado de relación entre las hermanas de los himenópteros (medido por el coeficiente de relación, r) es $\frac{3}{4}$, sustancialmente menor que en el caso de los invertebrados coloniales ($r = 1$). El 25 % o más de la diferencia genética basta para explicar la cantidad de discordancia observada en las sociedades de himenópteros.

En los vertebrados, el máximo r entre hermanos es $\frac{1}{2}$, significando que un 50 % identifican a los genes por descendencia común, el mismo grado observado entre los padres y su descendencia. Como resultado, no cabe atribuir ninguna ventaja genética a los miembros de una casta estéril, y con la posiblemente remota excepción de los homosexuales en los seres humanos (véase el capítulo 27), no se sabe que se haya originado ninguna casta estéril. Los vertebrados no humanos como un todo son más sociales que los insectos en el sentido de que un gran porcentaje han llegado a algún nivel de sociabilidad. Pero sus sociedades más avanzadas no llegan a los extremos de las de los insectos. En otras palabras, una intensa fuerza impulsora parece generar el comportamiento social en la evolución de los vertebrados, pero es detenida por la igualmente intensa fuerza contrarrestante de la baja relación genética entre los parientes más próximos. En consecuencia, parece que lo mejor es que no resida en la cuestión de la relación genética, que es simple y canónica, sino en la naturaleza de la fuerza impulsora. Esta fuerza me gustaría sugerir que es la inteligencia superior. Las concomitancias de la inteligencia son, un comportamiento más complejo y adaptable, así como un refinamiento de la organización social que esté basado en relaciones individuales personalizadas. Cada miembro de la sociedad de vertebrados puede seguir comportándose de forma egoísta, como dictan los grados menores de parentesco. Pero también puede afrontar una mayor cooperación, siguiendo gallardamente su camino a través de los conflictos y jerarquías de la sociedad con un gasto mínimo de altruismo genético personal. Debemos tener en cuenta que, mientras el acierto primario de los invertebrados coloniales individuales y los insectos sociales es la optimización de la estructura del grupo, el de un vertebrado social es el mejor arreglo que pueda hacer para sí mismo y para sus parientes más próximos dentro de la sociedad. El comportamiento social de los invertebrados e insectos inferiores ha sido en su mayor parte el de evolucionar a través de la selección de grupo, mientras que el de los vertebrados ha evolucionado primordialmente a través de la selección individual. El refinamiento preciso y la personalización en las relaciones de los vertebrados se consiguen mediante 1) sistemas de comunicación enriquecidos; 2) reconocimiento más preciso de los compañeros de grupo como individuos y respuestas más ajustadas hacia ellos; 3) un papel superior del aprendizaje, comportamiento personal idiosincrásico y tradición; y 4) formación de vínculos y pandillas dentro de la sociedad. Examinemos brevemente cada una de estas cualidades.

La mayoría de especies de vertebrados utilizan al menos dos o tres veces más ostentaciones básicas que la mayoría de insectos, incluyendo incluso a los sociales. Pero el número real de mensajes que pueden transmitirse es muy superior, por dos razones. En primer lugar, el contexto es más importante para el significado de cada ostentación de los vertebrados. Un

mensaje distinto puede estar asociado al lugar en que se produce la ostentación, la época del año, o incluso el sexo y rango del animal. También es más probable que la señal forme parte de una ostentación compuesta. Por ejemplo, un movimiento de la cabeza puede acompañar a una u otra de varias vocalizaciones, cada una de las cuales le proporciona un significado distinto. El escalonamiento también se halla más prominentemente desarrollado en los vertebrados que en los insectos. Variaciones en la intensidad de la señal, a menudo muy ligeras, son usadas para conferir sutiles cambios de forma. Todas estas mejoras en conjunto aumentan los repertorios de los vertebrados hasta tal punto que son capaces de transmitir quizás un orden de magnitud más bits por segundo que en el caso de los repertorios de los insectos. No podemos estar seguros de la cantidad exacta, debido a las grandes dificultades técnicas halladas en la medida de la información contenida en los más complejos sistemas de información (véase el capítulo 8).

El reconocimiento de los individuos como tales es principalmente un rasgo de los vertebrados. Las colonias de tunicados «reconocen» a aquellas pertenecientes a distintos genotipos cuando fracasan al unirse a ellas por contacto (Burnet, 1971). Los adultos de *Drosophila* pueden identificar los olores de líneas genéticas distintas cuando eligen pareja (Hay, 1972), mientras que los insectos sociales generalmente discriminan a los compañeros de nido de todos los demás miembros de la especie, gracias a los olores de la colonia que se adhieren a la superficie del cuerpo (Wilson, 1971a). Estas respuestas se dirigen hacia clases de individuos y no hacia organismos separados, con todo. Sólo unos pocos casos de auténtico reconocimiento personal han sido documentados en invertebrados. Cuando las hembras de la avispa social *Polistes* fundan colonias conjuntamente, se organizan en jerarquías de dominación que parecen basarse en el conocimiento mutuo como individuos (Pardi, 1948; Mary Jane Eberhard, 1969). Vínculos sexuales entre parejas son establecidos por el crustáceo devorador de estrellas de mar *Hymenocera picta* (Wickler y Seibt, 1970) y la cochinilla del desierto *Hemilepistus reaumuri* (K. E. y C. Linsenmair, 1971; K. E. Linsenmair, 1972). Ambas especies utilizan el vínculo para afrontar especializados requerimientos ecológicos. Sin lugar a dudas se descubrirán otros ejemplos entre los invertebrados, pero seguirán constituyendo una pequeña minoría. Los vertebrados, en contraste, generalmente tienen la capacidad del reconocimiento personal. Probablemente falte en los peces que forman cardúmenes, en anfibios y en al menos, los reptiles más solitarios. Pero el reconocimiento personal es un fenómeno ampliamente extendido, posiblemente universal, en aves y mamíferos, los dos grupos de vertebrados que contienen las más avanzadas formas de organización social.

Los vertebrados también son capaces de aprender con rapidez, lo que los acomoda a los prestamente cambiantes nexos de relaciones en que viven. Cuando una colonia de hormigas afronta una emergencia, sus miembros sólo necesitan responder a las feromonas de alarma y determinar los estímulos generales que hallan. Pero un macaco rhesus debe discernir si la excitación se debe a una pelea interna, y de ser así, averiguar quién está involucrado, recordar su propia relación pasada con los participantes, y juzgar sus acciones inmediatas de acuerdo con el hecho de si se beneficiará personalmente o no ejecutando una acción por sí mismo. El vertebrado social también tiene la ventaja de ser capaz de modificar su comportamiento de acuerdo con la observación del éxito o el fracaso por parte de todo el grupo. De esta manera nacen las tradiciones que duran por generaciones dentro de una misma sociedad. El juego adquirió cada vez más importancia a medida que avanzaba la evolución social de los vertebrados, facilitando la invención y la transmisión de tradiciones, y ayudando a establecer relaciones personalizadas que duran hasta la edad adulta. La socialización, o proceso de adquirir estos rasgos, no es la causa del comportamiento social en el sentido último, genético. Más bien es un conjunto de mecanismos por los cuales la vida social puede personalizarse, y la eficacia biológica individual mejorarse en un contexto social (véase el capítulo 7).

Finalmente, las cualidades típicas de los vertebrados de una mejora en la comunicación, reconocimiento personal y aumento de la modificación del comportamiento, hacen posible aún otra propiedad de gran importancia: formación de subgrupos egoístas dentro de la sociedad. Es posible que las parejas, los grupos paterno-filiales, enjambres de hermanos y otros parientes próximos, e incluso pandillas de individuos no relacionados, existan dentro de las sociedades sin perder sus propias identidades separadas.

Cada uno persigue sus propios fines, imponiendo límites severos en la medida en que la sociedad como un todo pueda operar como una unidad. La sociedad vertebrada típica, en resumen, favorece la sobrevivencia individual y dentro del grupo, a expensas de la integridad de la misma.

El hombre ha intensificado estos rasgos de los vertebrados, al tiempo que ha añadido cualidades únicas de sí mismo. Haciendo esto ha logrado un nivel extraordinario de cooperación con un reducido sacrificio, o ninguno, de la sobrevivencia individual y de la reproducción. La forma exacta en que sólo el hombre ha sido capaz de cruzar este cuarto pináculo, invirtiendo la tendencia descendente de la evolución social en general, es el misterio culminante de toda la Biología. Volveremos al tema al final del estudio de los organismos sociales, que es de lo que se compone el resto del libro.

Capítulo 19

Microorganismos coloniales e invertebrados

Durante años, el estudio de la organización colonial de microorganismos y animales inferiores ha estado sumido en un dilema. En base a criterios diversos, muchas de las especies pueden considerarse pertenecientes al grado social más alto jamás alcanzado en tres billones de años de evolución. El término *colonia* implica que los miembros estén unidos físicamente, o diferenciados en castas reproductoras y estériles, o ambas cosas. Cuando las dos condiciones coexisten en un avanzado grado, la «sociedad» puede considerarse muy bien como un superorganismo, o incluso como un organismo. Muchos zoólogos de invertebrados han ponderado y debatido esta distinción filosófica. El dilema puede expresarse simplemente en estos términos: ¿En qué punto una sociedad llega a estar tan próxima a la perfección que deja de ser una sociedad? ¿En base a qué distinguimos nosotros el extremadamente modificado zooide de una colonia de invertebrados del órgano de un metazoo?

Estas cuestiones no son triviales. Se dirigen hacia un principio teórico que raras veces se ha hecho explícito en Biología: la concepción de todas las posibles formas según las cuales, los complejos organismos de los metazoos pueden ser creados en la Evolución. Para aclarar por completo este principio, vayamos directamente hacia el no va más de las formas sociales de los invertebrados, y de las sociedades animales en general, los hidrozoos coloniales del orden Siphonophora. Se han descrito aproximadamente 300 especies de estas extrañas criaturas. Se parecen vagamente a las medusas y todas viven en mar abierto, donde utilizan sus tentáculos urticantes para capturar peces y otras presas pequeñas. El género más familiar es *Physalia,* la carabela portuguesa. Otros ejemplos son *Nanomia* y *Forskalia,* ilustrados en las figuras 19-1 y 19-2. Estas criaturas parecen organismos. Para los no iniciados, parecen ser básicamente similares a los escifozoos, las «auténticas» medusas del océano, que son inequívocamente organismos discretos. No obstante, cada sifonóforo es una colonia. Los zooides están extremadamente especializados. Al extremo de cada *Nanomia* hay un individuo modificado que forma un flotador lleno de gas, que proporciona ligereza al resto de la colonia que se alinea tras de él. Los nectóforos actúan a modo de pequeños fuelles, expulsando chorros de agua para propulsar a la colonia a través del mar. Alterando la forma de sus aberturas son capaces de modificar la dirección de los chorros, y por tanto el camino seguido por la colonia. A través de sus acciones coordinadas, la colonia de *Nanomia* es capaz de moverse vigorosamente como una flecha, según cualquier ángulo y cualquier plano, e incluso de ejecutar curvas haciendo el rizo. Más abajo, al principio del tallo, existen zooides en forma de saco llamados palpáculos y gastrozooides, que están especializados en la ingestión y distribución de nutrientes al resto de la colonia. Largos tentáculos ramificados surgen como órganos tanto de los palpáculos como de los gastrozooides. Se usan para capturar presas y quizás también, para defender a la colonia. El equipo de especialistas se ve completado por los medusoides sexuales, que son responsables de la producción de nuevas colonias mediante la formación de gametos convencionales y la fertiliza-

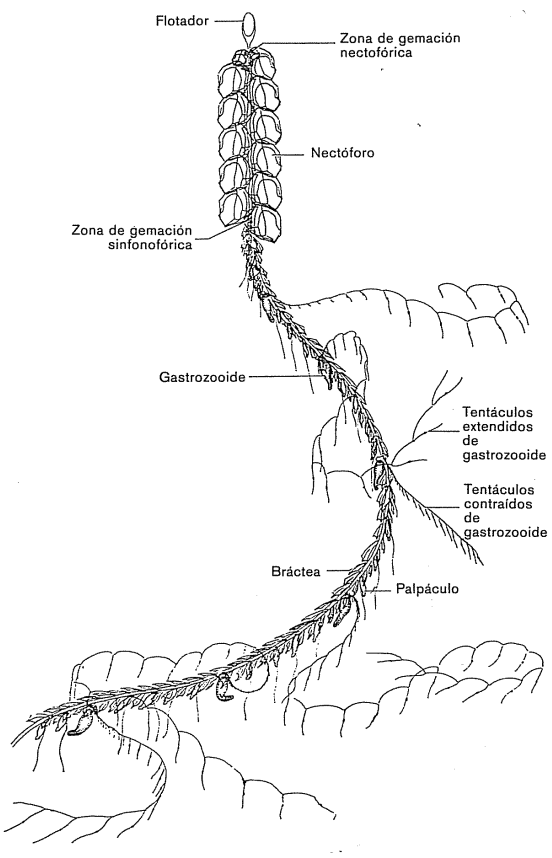


Figura 19-1

Una colonia del sifonóforo Nanomia cara. *El flotador que proporciona ligereza, los nectóforos que impulsan a todo el conjunto, los gastrozooides que capturan y digieren a las presas, y otros miembros individuales de la colonia, como brácteas y palpáculos, están modificados hasta el extremo de poderse comparar a los órganos de un animal metazoo. (Modificación de Mackie, 1964.)*

ción, y las brácteas, que son zooides inertes, parecidos a escamas, que se fijan sobre el tallo como tablas, y que evidentemente ayudan a proteger a la colonia contra los daños físicos. Nuevos zooides son generados por gemación en una u otra de las dos zonas de crecimiento localizadas en cada extremo del nectóforo.

El comportamiento y la coordinación de las colonias de *Nanomia* han sido objeto de excelentes estudios por parte de Mackie (1964, 1973). Los zooides se comportan hasta cierto grado como unidades independientes, pero también están sujetos a un control considerable por parte de los restantes miembros de la colonia. Cada nectóforo, por ejemplo, tiene su propio sistema nervioso, lo que determina la frecuencia de la contracción y la dirección en que el agua es arrojada a chorros. Sin embargo, el nectóforo permanece quieto excepto cuando es alborotado por la excitación proveniente del resto de la colonia. Cuando la parte elevada de la colonia es tocada, los nectóforos propulsores empiezan a contraerse, uniéndoseles los otros. Los experimentos han demostrado que la coordinación se debe a la conducción a través de los tractos nerviosos que conectan a los nectóforos. Cuando la zona flotante es tocada, los nectóforos invierten la dirección del chorro propulsor y dirigen a la colonia hacia atrás. La conducción que coordina este segundo movimiento no se verifica a través de los nervios sino de células sensitivas del epitelio. Los gastrozooides de *Nanomia* son de acción más independiente. Varios de ellos pueden colaborar en la captura e ingestión de la presa, pero sus movimientos y actividad nerviosa están completamente separados. Ellos y los palpáculos, que son órganos digestivos auxiliares, bombean el alimento digerido a lo largo del tallo, hacia el resto de la colonia. Incluso los zooides vacíos participan en los movimientos peristálticos, con el resultado de que el material digerido fluye con más rapidez a lo largo del tallo. En otros aspectos, sin embargo, su comportamiento sigue siendo independiente.

La mayor parte de las dificultades de conceptualización de *Nanomia* y otros sifonóforos como colonias, y no como organismos, nace del hecho de que cada una de las entidades se origina a partir de un solo huevo fertilizado. Este zigoto sufre múltiples divisiones hasta formar una larva plánula ciliada. Más tarde, el ectodermo se engrosa y empieza a producir por gemación los rudimentos de la parte flotante, nectóforos y otros zooides. Fundamentalmente, el proceso, que los especialistas en invertebrados coloniales llaman «astogenia», no difiere de la ontogenia de las medusas escifozoos u otros organismos realmente individuales dentro de los Coelenterata. La resolución de la paradoja es que los sifonóforos son a la vez organismos *y* colonias. Estructural y embriológicamente, están cualificados como organismos. Filogenéticamente se originan como colonias. Otros hidrozoos, incluyendo a las antomedusas y leptomedusas, así como a los «corales» mileporinos y estilasterinos, muestran todas las etapas de la evolución del colonialismo hasta las vecindades del nivel de los sifonóforos. Algunas especies forman un elemental agrupamiento de polipoides totalmente formados e independientemente generados, que no obstanté están conectados por un estolón que, o corre por el sustrato, o se alza en forma de tallo dentro del agua. En otros existe una unión física de la pared corporal del zooide a lo largo de diversos grados de especialización. A medida que se

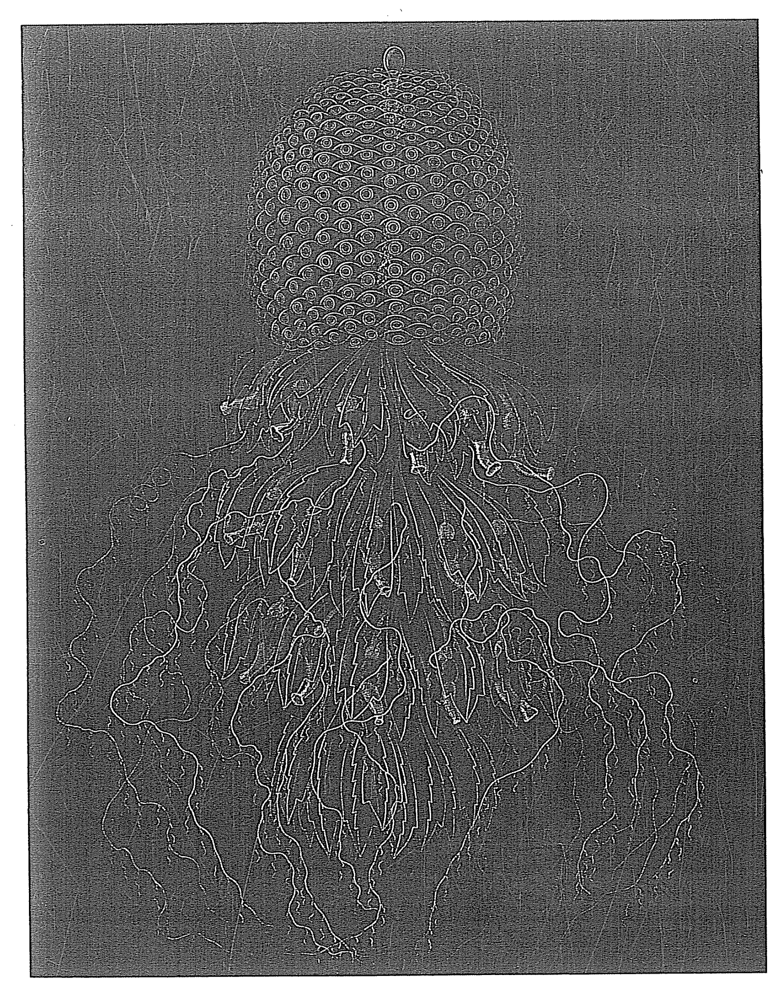


Figura 19-2
Forskalia tholoides, *un sifonóforo complejo. Esta criatura representa poco más que un aumento y una elaboración superior, que la colonia de* Nanomia *representada en la figura 19-1. (De Haeckel, 1888.)*

diferencian las castas entre los zooides, como por ejemplo en el familiar género de leptomedusas *Obelia*, algunos pierden su capacidad reproductora, mientras que los individuos reproductores (gonozooides) pierden su capacidad para alimentarse y defenderse por sí mismos. Al final, entre las especies evolutivamente más avanzadas, el conjunto se colapsa en una unidad altamente integrada. Adopta una forma distintiva y relativamente invariable que subordina a los zooides como meras coberturas, flotadores, poseedores de tentáculos y otras unidades parecidas a órganos. Este último estadio es el que ha alcanzado el orden Siphonophora, y en menor medida, *Velella* y otros hidroides pelágicos del orden Chondrophora.

El logro de sifonóforos y condróforos debe considerarse como uno de los más importantes en la historia de la Evolución (Mackie, 1963). Han creado un complejo cuerpo de metazoo fabricando órganos a partir de organismos individuales. Otras líneas de animales superiores se originaron a partir de los antepasados, que crearon órganos basándose en el mesodermo y sin pasar por un estado colonial. El resultado final es esencialmente el mismo: ambos tipos de organismos escaparon de un esquema corporal diploblástico (de dos hojas), quedando en libertad para inventar grandes masas de complicados sistemas orgánicos. Pero las rutas evolutivas que siguieron fueron fundamentalmente distintas. Otro rasgo único del colonialismo en invertebrados inferiores es la capacidad de algunas colonias no relacionadas para fundirse en unidades simples bajo ciertas condiciones. H. Oka (en Burnet, 1971) halló que las colonias de los tunicados pertenecientes al género *Botryllus* se combinarán en caso de poseer al menos un gen de «reconocimiento» en común. Cuando una colonia se divide en dos y los fragmentos son yuxtapuestos, se funden sin dificultades. Este es el resultado esperado, pues la colonia es un clon de animales genéticamente idénticos. Si dos colonias no relacionadas entran en contacto, sin embargo, se desarrolla entre ellas una zona de material necrótico. Todas las colonias son heterozigóticas, por lo que los genes de reconocimiento postulados por Oka pueden representarse como AB, CD, etc. (Siguen siendo heterozigóticas debido a que las células foliculares que rodean al óvulo evitan la entrada de todo espermatozoide idéntico a éste). Si las colonias en contacto tienen algún gen de reconocimiento en común, por ejemplo, un AB que se encuentre con un BD o BC, se produce la fusión. Si todos los genes son distintos, como en el caso de que un AB se encuentre con un CD, habrá un rechazo necrótico. Todavía no se ha demostrado si un mecanismo de Oka, u otro parecido, se da en otros microorganismos e invertebrados coloniales. Según Theodor (1970) ha apuntado, el reconocimiento de lo «propio», en oposición a lo «ajeno», parece estar ampliamente extendido, si no es universal, entre los invertebrados, en los que se basa en una histo-incompatibilidad ectodérmica análoga a las respuestas inmunológicas de los vertebrados. Las condiciones bajo las cuales la incompatibilidad puede ser soslayada han sido investigadas solamente en el caso de los tunicados de Oka.

LAS BASES ADAPTATIVAS DE LA COLONIABILIDAD

La ventaja darwiniana de formar parte de una colonia no es inmediatamente obvia. A niveles superiores de integración, la mayoría de zooides no se reproducen, y muchos son automizados cuando las lesiones o un mayor crecimiento hacen que estorben a toda la colonia. Incluso los zooides totalmente formados pueden sufrir algunas desventajas al pertenecer a una colonia. Bishop y Bahr (1973) demostraron que, a medida que aumenta el tamaño de la colonia en el briozoo de agua dulce *Lophopodella carteri*, la tasa de aclaramiento de agua por zooide (por ejemplo, microlitros/zooide/minuto) disminuye. Por tanto, un mayor tamaño de la colonia provoca una disminución del alimento que recibe cada uno de los miembros. Arraigadas en contra de este factor negativo, están una serie de ventajas que han sido documentadas en una o más especies de organismos coloniales:

1. *Resistencia a la tensión física en el bentos nerítico.* El colonialismo es más común entre los invertebrados que habitan el fondo del océano, en las aguas poco profundas de las costas. La acción de las olas es más intensa y los organismos sésiles es más probable que sean asfixiados debido a la sedimentación. Los arrecifes coralinos y las comunidades que infestan los pilotes y las rocas, están principalmente formados por tunicados briozoos y celentéreos coloniales. Meticulosos estudios acerca de los corales zoantarios han revelado que los esqueletos calcáreos de los zooides acumulados, al construirse de ciertas formas, fijan las colonias con más seguridad al suelo marino, aumentando el tiempo de sobrevivencia de los organismos que protegen (Coates y Oliver, 1973). La colonia extiende a los individuos a partir de la punta, lejos de las concentraciones más densas de partículas de suelo en suspensión. La orientación de los zooides en los corales y en otras formas coloniales, permite la producción de corrientes más rápidas de lo que se pueda esperar por parte de organismos aislados de construcción similar (Hubbard, 1973; véase la figura 19-3).

2. *Liberación de otras formas sésiles hacia la vida libre, existencia pelágica.* Los zooides de las colonias de sifonóforos y condróforos son polipoides, que son individuos básicamente parecidos a las hidras adaptados a la fijación del suelo marino y a una existencia sedentaria. Modificando algunos de los polipoides en flotadores y nadadores, las colonias han sido capaces de desplazarse libremente en el mar abierto. Algunos de los miembros, como gastrozooides, gonozooides y brácteas, son aún de constitución polipoide, pero son fácilmente transportados por los especialistas en natación (Phillips, 1973).

3. *Colonización superior y capacidad de competición.* Como Bonner (1970) ha resaltado, la clara ventaja ganada por la agregación en las mixobacterias y mohos celulares del cieno, es la capacidad de elevar cuerpos fructíferos sobre tallos. Las esporas liberadas de los cuerpos fructíferos, en consecuencia, viajan a través de mayores distancias de las que podrían

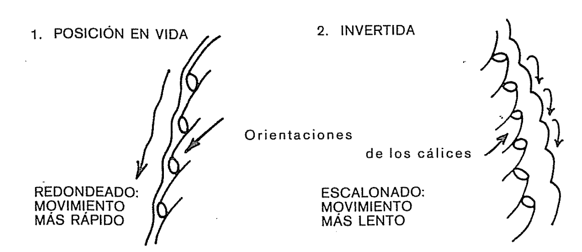


Figura 19-3

La orientación de los zooides en el coral Montastrea *(izquierda) permite la creación de corrientes más rápidas, que en los individuos simples o con los zooides dispuestos en otras posiciones (derecha). (De Hubbard, 1973. Reproducido con el permiso de* Animal Colonies: Development and Function through Time, *ed. R. S. Boardman, A. H. Cheetham, y W. A. Oliver, Jr. Copyright © 1973 por Dowden, Hutchinson y Ross, Inc., Publishers, Stroudsburg, Pennsylvania.)*

esperarse si hubieran estado formadas por bacterias individuales o mixamebas, en el suelo. La dispersión es el «propósito» de la esporulación, pues la agregación se induce cuando se deterioran las condiciones ambientales locales. La coloniabilidad en los invertebrados sésiles no está asociado con la mejora de la dispersión, sino con la del crecimiento de la colonia y la sobrevivencia de las dispersiones posteriores. La gemación asexual es la forma más rápida de crecimiento, especialmente cuando se produce de forma lateral para crear un conjunto incrustante. Esto también capacita a la colonia para crecer más y para asfixiar a las formas competidoras. Los corales, por ejemplo, compiten entre sí igual que las plantas haciéndose sombra, o cubriendo y sofocando a los que ocupan la misma superficie. En ambos casos, las capacidades de producir grandes masas y de seguir creciendo hasta densidades elevadas, son decisivas.

Kaufmann (1973) ha modelado el crecimiento de las colonias de briozoos en referencia a la distinción entre colonización y capacidades competitivas. Empezó por la razonable suposición de que el factor limitante de la producción de larvas, es la tasa de consumo de energía, que a su vez es proporcional al número de zooides que se alimentan. La energía debe distribuirse entre la gemación de nuevos zooides, la creación de nuevos heterozooides que no se alimenten, calcificación de la colonia y producción de larvas. Las especies incrustantes y las similares a las enredaderas presentan las mayores r, pudiendo esperarse que prevalecieran bajo circunstancias en que nuevos espacios se hacen frecuentemente disponibles. En otras palabras, serían oportunistas, prosperando en los hábitats más fluctuantes y de vida más corta. Pero como los seleccionadores de r en general, presentarían una menor capacidad de competición bajo condiciones de aglomeración. Los seleccionadores de K es más probable que sean las formas incrustantes y espesas, con intensa calcificación y muchos heterozoides. Tales especies se hacen sitio eliminando a competidores menores y más delicados.

4. *Defensa contra los depredadores.* La mayor parte de heterozooides de los Ectoprocta polimórficos para los que se han establecido funciones, se especializan en la defensa de la colonia, ya sea confiriendo fuerza a la pared de la colonia o repeliendo de forma activa a los invasores (Kaufmann, 1971; Schopf, 1973, y comunicación personal).

TENDENCIAS EVOLUTIVAS GENERALES EN LA COLONIABILIDAD

El relato sistemático sobre la vida colonial de los invertebrados más próximo a la compleción es el realizado por el zoólogo ruso W. N. Beklemishev (1969). Después de estudiar la mayoría de taxones coloniales, proporcionando una clasificación morfológica simple de la unión, Beklemishev formuló las principales reglas evolutivas que creyó se aplicaban ampliamente a los invertebrados. Sus ideas fueron influenciadas por dos venerables conceptos, el del superorganismo y el de que la complejidad biológica evoluciona por la dualidad de los procesos de diferenciación e integración de los individuos. En consecuencia, identificó tres tendencias complementarias como base de una coloniabilidad: 1) debilitación del individualismo de los zooides, merced a continuidad física, órganos en común y disminución del tamaño y de la duración de la vida, así como mediante la especialización en heterozooides simplificados y altamente independientes; 2) intensificación del individualismo de la colonia, mediante formas corporales más elaboradas y estereotipadas y una más estrecha integración de los zooides desde un punto de vista fisiológico y de comportamiento; y 3) desarrollo de cormidios, o «colonias dentro de otras». Dentro de al menos los ectoproctos queilostomados, Banta (1973) concluyó que el colonialismo primero creció gracias a la división del trabajo, presumiblemente en asociación con la delimitación de los cormidios, luego por interdependencia fisiológica de los zooides polimórficos, y finalmente por la interdependencia estructural de los zooides. En las últimas etapas de la evolución, los tres procesos avanzaron de forma concurrente.

Los cormidios son particularmente interesantes, pues corresponden a los sistemas de órganos y apéndices de los metazoos individuales. Los ejemplos de cormidios incluyen al nectosoma, o región de campanas natatorias (nectóforos), en *Nanomia* y otros sifonóforos; las «hojas», «pétalos» y ramas de las plumas de mar y otros corales octocorolarios; los brotes o entrenudos de las colonias de ectoproctos, etc. En *Muggiaea* y sifonóforos calicóforos próximos, un tipo de cormidio está tan cercano a la independencia, que habita en la línea divisoria entre cormidios como una unidad de organización y una colonia completa. Está formado por una bráctea en forma de yelmo, un gastro-

zooide con un tentáculo, y uno o más gonóforos de un sexo, que se doblan como campanas natatorias. Cuando están completamente desarrolladas, estas unidades se escinden y llevan una existencia temporalmente libre. Conocidas con el nombre de eudoxias, fueron consideradas como especies distintas de sifonóforos, hasta que su auténtica relación con la unidad colonial mayor fue descubierta (Hyman, 1940; véase la figura 19-4).

En la tabla 19-1 pueden verse los taxones en los que se ha producido un desarrollo colonial, conjuntamente con aquellos rasgos del ciclo vital más afectados por él. En las secciones que siguen, diversos grupos serán descritos con los suficientes detalles adicionales como para que sirvan de paradigmas de los principales rasgos de la coloniabilidad. Se presentan según un orden filogenético, desde los relativamente primitivos mohos del cieno, hasta los avanzados briozoos triploblásticos. Lo que debe recordarse, sin embargo, es que a pesar de la variación considerable de estos organismos en cuanto a la posición filogenética en base a su biología, todos se distinguen gracias a la especialización colonial de orden muy elevado.

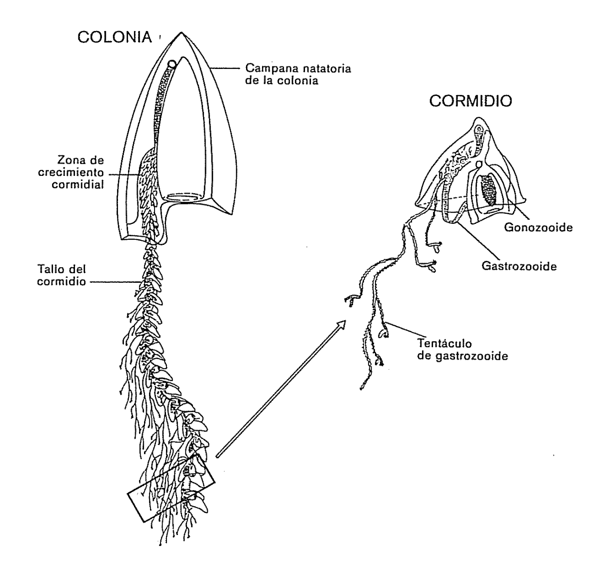


Figura 19-4

Jerarquía completa de las unidades de organización en invertebrados coloniales, mostrada por el sifonóforo Muggiaea. *El cormidio comprende un grupo de zooides (individuales) que están coordinados lo bastante intensamente entre sí como para ser reconocidos como elementos distintos dentro de la colonia. En el caso de* Muggiaea, *el cormidio casi puede considerarse como una colonia completa, pues puede escindirse y llevar una existencia independiente por un tiempo. (Modificado de Hyman, 1940.)*

MOHOS DEL CIENO Y BACTERIAS COLONIALES

El notable ciclo vital del moho del cieno *Dictyostelium*, el miembro mejor conocido de las Acrasiales, tiene un interés general para los biólogos ya que proporciona un sistema modélico de desarrollo pluricelular, que puede ser experimentalmente manipulado con relativa facilidad. Para los sociobiólogos presenta el atractivo especial de desplegar quizás el comportamiento social más avanzado en organismos de una sola célula, o sea, la agregación de mixamebas que inician la mitad pluricelular del ciclo vital. La biología de *Dictyostelium* y mohos del cieno relacionados ha sido perceptivamente revisada por Bonner (1967, 1970), uno de los principales contribuyentes a su estudio.

El ciclo de *Dictyostelium* puede decirse que se inicia con el establecimiento de esporas en el suelo, hojas caídas o madera en putrefacción. Las células que emergen son unitarias y se comportan como amebas «auténticas»; se deslizan a través de las superficies líquidas, tragando bacterias y dividiéndose a intervalos frecuentes. Las células son completamente independientes entre sí mientras puedan disponer de un abundante suministro de alimento. Cuando éste escasea, sin embargo, se produce un dramático cambio. Ciertas amebas se convierten en centros de atracción, y el resto de la población se dirige hacia ellas. Pronto, la distribución al azar se transfigura en rosetones de amebas, con un centro de crecimiento y unos brazos que salen de él compuestos por amebas que aún están migrando hacia el interior. A medida que la agregación va cuajando, adquiere forma de salchicha, con una longitud media de ½ a 2 mm de longitud. Esta nueva entidad, denominada seudoplasmodio, se comporta ahora como un organismo pluricelular. Los extremos inicial y final son distintos, y se mueve lentamente en dirección a la luz y el calor. Al cabo de una o dos semanas, el seudoplasmodio se transforma en un cuerpo fructífero, estando situadas algunas de las amebas iniciales en la base y el tallo, y otras en las esferas contenedoras de esporas del extremo. Cada especie de moho celular del cieno presenta una versión distinta de esta etapa final y más compleja de la vida (véase la figura 19-5). El significado adaptativo del ciclo vital no es difícil de descifrar. Debido a sus reducidos tamaños, las amebas presentan la mayor tasa superficie-volumen y de cualquier forma, la mayor capacidad de nutrirse y reproducirse rápidamente, cuando las condiciones son favorables. Cuando las condiciones locales empeoran, la agregación cambia su estrategia por una de máxima dispersión.

La sustancia que induce la agregación de las amebas se llama acrasina y ha sido identificada como el adenosín-3',5'-monofosfato cíclico (AMP cíclico) en la especie *Dictyostelium discoideum* (Konijn y col., 1967). Cuando las amebas carecen

Tabla 19-1
Distribución filogenética y características de las colonias en microorganismos e invertebrados.

Tipo de organismo	Organización colonial	Autoridad
REINO MONERA		
PHYLUM SCHIZOPHYTA (BACTERIAS)		
Clase Myxobacteria (bacterias del limo)	Bacterias individuales que se deslizan por el limo; cuando ciertos aminoácidos son deficientes en el medio, las células se agregan para formar cuerpos fructíferos distintivos	Bonner (1955), Doetsch y Cook (1973)
REINO PROTISTA		
PHYLUM MASTIGOPHORA (FLAGELADOS)	Colonias móviles simples en *Gonium, Pandorina* y otras formas, que son reuniones de células embebidas en un mucílago claro; *Volvox* se compone de 500 a 50 000 células en un mucílago y conectadas mediante plasmodesmos, con gemación asexual compleja y células sexuales diferenciadas	Hyman (1940), Grassé (1952a), Curtis (1968b), Barnes (1969)
PHYLUM CILIOPHORA (CILIADOS)	Colonias sésiles y con tallo de complejidad diversa; en casos extremos, como en *Zoothamnium,* se dan numerosas células, algunas de las cuales son formas colonizadoras parecidas a esporas	Summers (1938), Hyman (1940), Corliss (1961)
PHYLUM MYXOMYCOTA (MOHOS DEL LIMO)		
Orden Labyrinthulales	Hongos parásitos que forman redes de células y ocasionalmente, agregaciones densas. Sólo un género, *Labyrinthula,* en plantas huésped	Bonner (1967)
Orden Plasmodiophorales	Parásitos de plantas. Enjambres de células simples penetran en las células huésped, se multiplican y se funden en una masa carente de pared celular (plasmodio) que prosigue la invasión del tejido huésped	Bonner (1967)
Orden Myxomycetales (mohos del limo verdaderos)	Organismos descomponedores, como *Physarum,* que viven en el suelo y en la madera muerta. El plasmodio crece por división celular y aumento de volumen, antes que por agregación celular; a medida que el ambiente se deteriora, el plasmodio se transforma a menudo en estructuras fructíferas portadoras de esporas. Ocasionalmente, plasmodios o zigotos separados se fusionan para dar lugar a un nuevo plasmodio, constituyendo así una agregación primitiva	Alexopoulos (1963), Bonner (1967, 1970)
Orden Acrasiales (mohos del limo celulares)	Organismos descomponedores, como *Dictyostelium, Hartmanella, Polysphondylium,* que viven en el suelo y en la madera muerta. Las células ameboides individuales (mixamebas) emergen de esporas y comen independientemente. Cuando el ambiente se deteriora, las mixamebas se agregan en seudoplasmodios móviles que migran durante cierto tiempo y luego, producen cuerpos fructíferos multicelulares que esparcen esporas	Bonner (1967, 1970)
REINO ANIMALIA		
PHYLUM PORIFERA (ESPONJAS)	Una larva ciliada móvil se convierte en una esponja totalmente sésil que en muchas especies, como *Esperiopsis, Hircinia* y *Microciona,* da por gemación unidades semiindependientes organizadas alrededor de orificios separados que fluyen hacia fuera (ósculos). Estos conjuntos se han llamado individuos de formas diversas o colonias, y son claramente intermedios en cuanto a nivel de organización. Las esponjas vecinas de la misma especie a veces se unen y reorganizan como un nuevo individuo (o colonia)	Hyman (1940), Fry, ed. (1970), Hartman y Reiswig (1973), Simpson (1973)
PHYLUM COELENTERATA O CNIDARIA (HIDRAS, MEDUSAS Y FORMAS RELACIONADAS)		
Clase Hydrozoa (hidras e hidroides)	La mayoría de especies poseen una etapa polipoide en su ciclo vital, y casi todas son coloniales. Las colonias crecen a partir de zigotos simples y varían mucho en cuanto a forma de acuerdo con la especie. Todas presentan al menos dos tipos de individuos (zooides); uno que sirve para la captura de presas y la digestión (gastrozooides),	Hyman (1940), Garstang (1946), Barnes (1969), Beklemishev (1969), Mackie (1964, 1973), Phillips (1973)

Tabla 19-1 *(continuación)*

Tipo de organismo	Organización colonial	Autoridad
Clase Hydrozoa *(cont.)*	y otro para la reproducción (gonozooides). La mayoría de colonias son sésiles, de formas arborescentes. En unas pocas especies, las colonias flotan por mar abierto y parecen medusoides o medusas; lo más extremado de esta tendencia, y del colonialismo de invertebrados en general, se da en el orden Siphonophora. Algunas especies de hidrozoos tienen una auténtica etapa medusoide, pero es solitaria	
Clase Anthozoa (corales, anémonas de mar y formas relacionadas)	Con la excepción de las anémonas de mar y de los ceriantarios, está compuesta por formas coloniales. Las colonias crecen a partir de una larva plánula que se fija al sustrato; nuevos zooides se producen por gemación asexual, y están estrechamente conectados a pesar de que usualmente sean organismos completos o casi completos, distinguibles como pólipos celenterados típicos. Una enorme variedad de colonias es producida por los diez órdenes vivientes. Algunos segregan exoesqueletos calcáreos, formando los arrecifes coralinos tropicales	Hyman (1940), Barnes (1969), Beklemishev (1969), Boardman y col. (1973)
PHYLUM PLATYHELMINTHES (PLATELMINTOS)		
Clase Turbellaria (planarias y otros platelmintos de vida libre)	En los géneros de rabdocelos *Catenula, Microstomum* y *Stenostomum,* los individuos se reproducen por fisión transversal, permaneciendo luego unidos hasta formar colonias lineales de zooides	Hyman (1951a), Beklemishev (1969)
Clase Cestoda (tenias)	La larva de *Cysticercus* prolifera un sistema de numerosos cistos unidos pero semi-independientes; la de *Hymenolepis* produce colonias ramificadas con estolones y cabezas cisticercoides múltiples. Los proglótides de las tenias maduras, con sistemas reproductores independientes, pueden interpretarse vagamente como zooides, y todo el cuerpo del gusano, como una colonia	Hyman (1951a), Beklemishev (1969)
PHYLUM ROTIFERA (ROTÍFEROS)	Unas pocas especies forman colonias elementales, en las que los individuos están unidos en la base. En el género sésil *Floscularia,* los rotíferos jóvenes se unen a los tubos de los más viejos. *Conochilus* es una forma pelágica colonial; los animales irradian en todas direcciones a partir de un centro común, y flotan por aguas abiertas como una unidad	Edmondson (1945), Hyman (1951b), Barnes (1969)
PHYLUM ENTOPROCTA (ENTOPROCTOS)	Las mayoría de especies son coloniales, emitiendo en muchos casos tallos múltiples con uno o más zooides hacia arriba, a partir de un estolón horizontal que se arrastra. Los zooides están generalizados y son semi-independientes, pareciéndose a primitivos hidrozoos en cuanto a nivel de organización	Hyman (1951b), Beklemishev (1969)
PHYLUM ANNELIDA (ANÉLIDOS)		
Clase Polychaeta (gusanos poliquetos, todos marinos)	Unas pocas especies de *Autolytus, Myrianida* y otros géneros, forman cadenas lineales por fisión transversal de los individuos. *Autolytus* es también dimórfico: el primer individuo materno es asexual y las hijas están sexuadas	Beklemishev (1969)
PHYLUM ARTHROPODA (ARTRÓPODOS)		
Clase Crustacea (crustáceos)	En *Thompsonia socialis,* un cirrópodo parásito del orden Rhizocephala, la larva saculiforme se reproduce por gemación, y todos permanecen conectados mediante un sistema común de raíces	Beklemishev (1969)
Clase Insecta (insectos)	Colonias eusociales, caracterizadas por la presencia de castas estériles de obreras, se dan en todas las especies de hormigas y termes, así como en muchas de abejas y avispas. Las colonias son fundadas por una reina fertilizada (hormigas, abejas, avispas), o por un rey y una reina apareados (termes); los individuos reproductores producen entonces obreras y, cuando la colonia alcanza un cierto tamaño, otras formas reproductoras. A diferencia de otras colonias de invertebrados, las de insectos consisten en miembros físicamente separados y capaces de una locomoción independiente	Wilson (1971a); véase el capítulo 20 de este libro

Tabla 19-1 *(continuación)*

Tipo de organismo	Organización colonial	Autoridad
PHYLUM PHORONIDA (FORONIDEOS, ANIMALES MARINOS PARECIDOS A GUSANOS)	*Phoronis ovalis* se reproduce por gemación y fisión transversal, para formar colonias sésiles y ramificadas	Hyman (1959), Beklemishev (1969)
PHYLUM ECTOPROCTA O BRYOZOA (ECTOPROCTOS, BRIOZOOS)	Casi todas las 4000 especies vivientes son coloniales y sésiles. Las colonias, que crecen por gemación, varían grandemente de forma, en consonancia con la especie. Algunas son planas e incrustantes, otras erectas y ramificadas, y aún otras se acumulan en lóbulos parecidos a los corales. Las colonias de la mayor parte de especies de la clase Gymnolaemata son polimórficas, con muchos de los zooides («heterozooides») reducidos o de alguna forma modificados para la defensa, limpieza o reproducción	Hyman (1959), Beklemishev (1969), Ryland (1970), Boardman y col. (1973), Larwood y col. (1973)
PHYLUM HEMICHORDATA (HEMICORDADOS)		
Clase Pterobranchia (pterobranquios)	*Cephalodiscus* y *Rhabdopleura* forman colonias sésiles por gemación. En el segundo género, los zooides permanecen unidos por la base a un estolón común que se arrastra por el sustrato	Barrington (1965), Beklemishev (1969)
PHYLUM CHORDATA (VERTEBRADOS Y CORDADOS INVERTEBRADOS), SUBPHYLUM UROCHORDATA (TUNICADOS)		
Clase Ascidiacea (ascidias o urocordios)	Es el mayor grupo de urocordados enteramente marinos bentónicos y sésiles. La organización colonial se ha originado de forma independiente en al menos varias líneas, y oscila enormemente entre las especies en cuanto a forma e integración. En las colonias más simples, como las de *Perophoras*, los zooides individuales surgen de un estolón aparrado. Grados intermedios de cohesión involucran la unión de la parte basal del cuerpo y la formación de una túnica común. En los casos extremos de *Cyathocormus* y *Coelocormus*, las colonias están organizadas como las de algunas esponjas avanzadas: los sifones bucales («bocas») de los zooides miembros se abren hacia fuera, pero los del atrio se vacían en una cloaca común; también las túnicas están moldeadas según una estructura formada sola.	Barrington (1965), Barnes (1969), Beklemishev (1969)
Clase Thaliacea (taliáceos)	Todos los taliáceos se alimentan de plancton y nadan en libertad en mar abierto. *Pyrosoma* forma colonias elaboradas de simetría bilateral, con los zooides distribuidos como unidades de alimentación a lo largo de las paredes, y sus atrios conducen hacia una cloaca común, que se vacía a su vez a partir de una gran abertura del extremo de la colonia	Barrington (1965), Barnes (1969), Beklemishev (1969), Griffin y Yaldwyn (1970), Baker (1971)

de alimento, atraviesan un período de diferenciación llamado interfase, que dura de seis a ocho horas. Entonces, la cantidad de AMP cíclico emitido aumenta dramáticamente, desde 10^{-12} moles al principio, hasta 10^{-10} en el máximo, seis horas, lo que implica una diferencia de cien veces. Hay un aumento simultáneo de cien veces en la sensibilidad de las amebas al AMP cíclico. Por un tiempo, las bases de la orientación fueron un misterio. ¿Cómo podría una ameba adelantar un gradiente de acrasina, cuando está funcionando por sí misma como un punto elevado en un gradiente local? La respuesta resulta ser que las amebas se emiten señales de una a otra durante el proceso. El AMP cíclico es liberado de forma pulsante, lo que se ve evidentemente agudizado por definición, merced a la subsecuente liberación de acrasina, un enzima que convierte el 3′,5′ AMP cíclico en 5′ AMP. Las amebas responden a estas pulsaciones emitiendo otras propias aproximadamente 15 segundos más tarde, moviéndose durante unos 100 segundos hacia la fuente original de señales. El período entre pulsaciones es de aproximadamente 100 segundos, y mientras se está moviendo, la ameba no responde a otras señales. Con cada ameba actuando como una fuente de señales local, toda la población tiende a viajar hacia sus vecinos más próximos, formándose las primeras corrientes de agregación. Dentro de las corrientes, la afluencia prosigue hacia la fuente original de señales, que ahora se convierte en el principal centro de agregación. Robertson y col. (1972) fueron capaces de inducir todo este proceso mediante la apropiadamente dirigida liberación electroforética de AMP cíclico de un microelectrodo. Las amebas

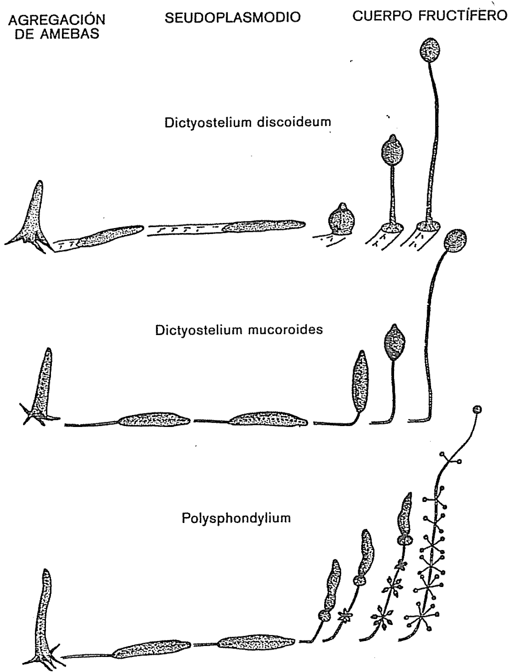


Figura 19-5
Etapas multicelulares en el ciclo vital de los mohos celulares del limo. A la izquierda se halla una crecida agregación de amebas. Se modifica y llega a constituir el seudoplasmodio migratorio (centro), que eventualmente se transforma en el cuerpo fructífero (derecha). Cada especie difiere en los detalles de la morfología externa de estas etapas. (Modificación de Bonner, 1958.)

de la placa de cultivo se arracimaron obedientemente alrededor de éste.

Los cambios que se producen dentro del seudoplasmodio son menos conocidos y ofrecen desafíos de magnitud incluso mayor. Durante la migración, las amebas de la masa celular experimentan una diferenciación: las del tercio delantero se hacen mayores que las de los otros dos. También se tiñen de forma distinta con diversos tipos de colorantes. La división entre las dos partes es aguda y presagia la inminente formación del cuerpo fructífero. Al final de la migración, el seuplasmodio se redondea hasta formar una bola. Las células mayores del extremo crecen aún más y se sumergen hacia el interior de la bola, donde empiezan a formar el tallo del cuerpo fructífero.

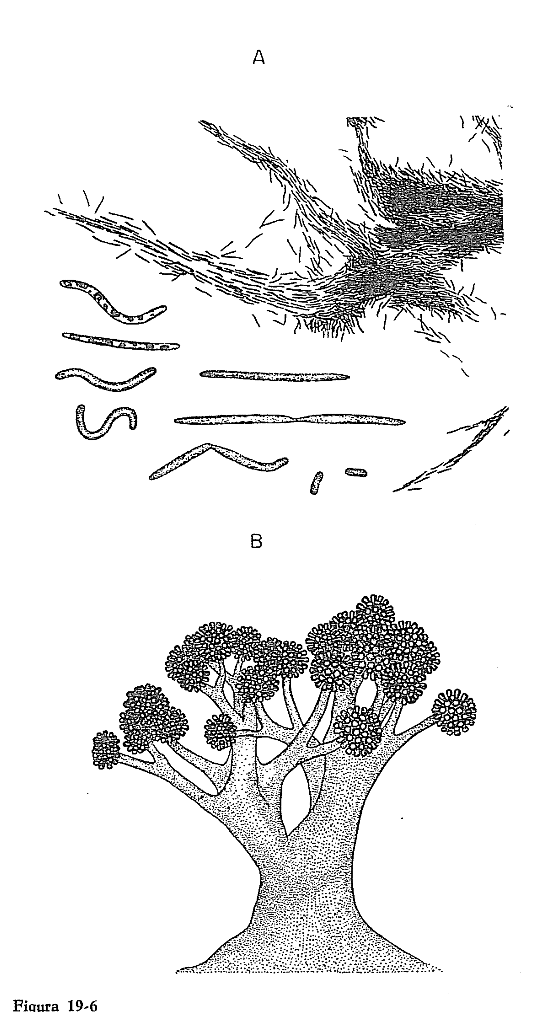


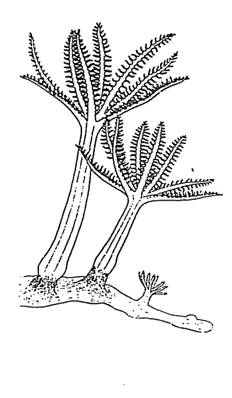
Figura 19-6
La bacteria social Chondromyces. (A) *aspecto general de las células vegetativas y de los enjambres de células buscadoras de alimento en* C. aurantiacus. (B) *el cuerpo fructífero de* C. crocatus, *estructura grande y compleja que mide más de 0,5 mm de diámetro. (De Thaxter, 1892.)*

A medida que otras células del extremo se apilan, el tallo se alarga, alzando las células posteriores menores en el aire en forma de un saco redondeado. Pronto, las células posteriores se transformarán en esporas. Esta división del trabajo es curiosa, pues significa que ciertas células se perpetúan a sí mismas como esporas, con la ayuda del auto-sacrificio de las que están prisioneras en el tallo. Si las amebas son genéticamente idénticas, no existe el problema teórico, pues el proceso no es fundamentalmente distinto de la diferenciación tisular en el organismo de los metazoos. Pero si las células son genéticamente distintas, lo que es posible debido a que al principio del ciclo vital se originaron a partir de múltiples esporas, la subordinación reproductora del tipo observado en *Dictyostelium* estaría en contra de la selección individual, y su evolución debe explicarse a la luz de la selección a un nivel superior.

Uno de los casos más notables de todos en cuanto a evolución convergente es el gran parecido del ciclo vital de las mixobacterias con el de los mohos celulares del limo. Las bacterias son procariotas, mientras que los hongos, eucariotas. Estos dos tipos de microorganismos se hallan pues en extremos opuestos de la sima más profunda de toda la evolución, mayor incluso que la separación entre los eucariotas unicelulares, como los protozoos, y los más primitivos animales pluricelulares. Incluso sus ciclos vitales se parecen entre sí en muchos detalles. Una de las formas bacterianas más elaboradas es *Chondromyces* (figura 19-6). Las «mixosporas» de *Chondromyces* son en realidad pequeños cistos de un diámetro de 50 micras o más, que contienen varios miles de bacterias. Cuando se abren, las bacterias en forma de varilla del interior escapan como las llamas que salen de la boca de un dragón, utilizando una feliz expresión de Bonner. Las células entonces se deslizan por la superficie del cieno, absorbiendo nutrientes y multiplicándose por división convencional. Grandes cantidades se mueven en masa y cada bacteria tiende a seguir los rastros de las otras. Como colonias a la búsqueda de alimento de hormigas legionarias, presionan primero en una dirección y luego en otra, desplegándose a veces en guerrilla para conseguir nuevo alimento. Ocasionalmente, los grupos se contraen en sólidas agregaciones. No sólo se dividen las células individuales, sino que también se combinan masas de cistos diferentes, por lo que el conjunto de bacterias en movimiento alcanza pronto dimensiones impresionantes. Cuando el alimento escasea, o para ser más precisos, cuando ciertos aminoácidos disminuyen su cantidad en el medio, las bacterias cuajan en forma de cuerpos fructíferos característicos. Los tallos se sostienen mediante limo endurecido, mientras que acumulaciones de pigmentos carotenoides imparten bellas tonalidades rojas, rosadas, violetas o amarillas a los cuerpos fructíferos.

LOS CELENTÉREOS

La mayor distribución demostrable de evolución colonial se ha producido en el phylum Coelenterata. Aunque los organismos



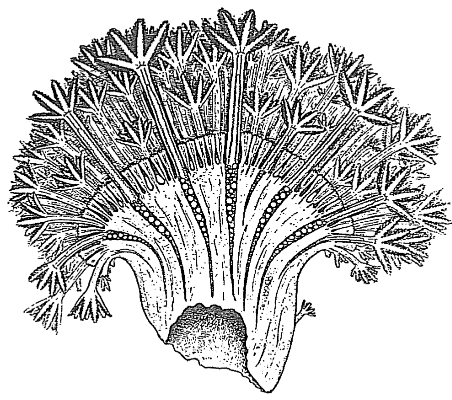
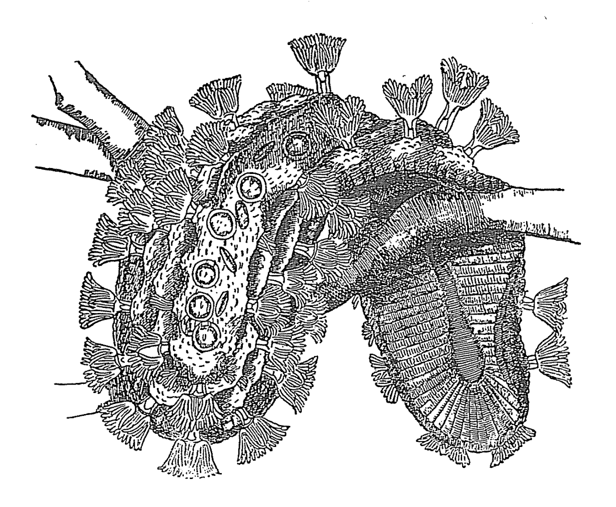


Figura 19-7

Dos grados en la evolución colonial de los corales. Arriba: una forma simple (Clavularia hamra), *en la que los grandes zooides independientes crecen a partir del final del estolón acintado. Abajo: una especie más avanzada* (Heteroxenia fuscescens), *donde los zooides colaboran para construir una base calcárea maciza. Este espécimen se ha seccionado por la mitad para poner de manifiesto los dos tipos de zooides: los sifonozooides, que presentan un surco ciliado a lo largo de los lados y que penetran profundamente en la base, y los autozooides, que carecen de estos órganos. Los primeros están especializados en la reproducción y en la creación de corrientes de agua, mientras que los segundos comen y digieren el alimento. (De Bayer, 1973; después de H. A. F. Gohar. Reproducido con el permiso de* Animal Colonies: Development and Function trough Time, *ed. R. S. Boardman, A. H. Cheetham y W. A. Oliver, Jr. Copyright © 1973 por Dowden, Hutchinson y Ross, Inc., Publishers, Stroudsburg, Pennsylvania.)*



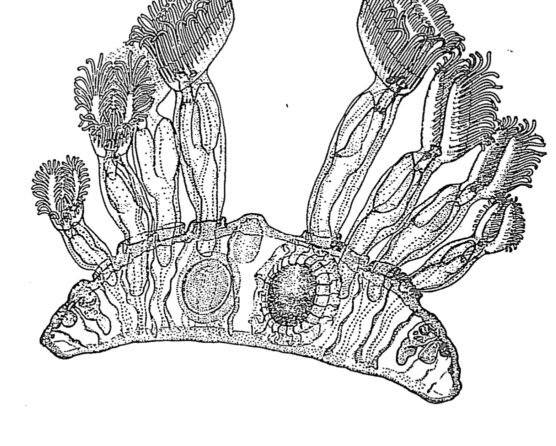


Figura 19-8
Colonia móvil del ectoprocto de agua dulce Cristatella mucedo. *Izquierda: vista de una colonia completa deslizándose sobre el tallo de una planta; los zooides individuales proyectan sus lofóforos en forma de cepillo hacia arriba, mientras que por debajo de ellos pueden verse a los estatoblastos redondos, que son cuerpos reproductores producidos asexualmente, inmersos en la estructura gelatinosa de soporte de la colonia (de J. Jullien, 1885). Derecha: sección transversal de una colonia de* Cristatella *(de Brien, 1953.)*

individuales sigan manteniendo una estructura somática básicamente diploblástica, las asociaciones muestran una gran diversidad, desde las solitarias medusas escifozoas, hidras y anémonas marinas, a través de virtualmente cualquier gradación concebible, hasta colonias tan plenamente integradas que casi no pueden distinguirse de los organismos. Algunas colonias son sésiles, con forma de musgo, y otras complejos conjuntos móviles que se parecen a las medusas.

Las especies vivientes de corales presentan una tabla de evolución de las colonias sésiles (Bayer, 1973). En el orden Stolonifera se hallan colonias del tipo más básico, compuestas por zooides casi independientes y conectadas por un estolón vivo. El crecimiento es como el de las plantas, con nuevos zooides que surgen del estolón a medida que éste se arrastra por el sustrato (véase la figura 19-7). En otras especies de Stolonifera, los nuevos zooides se originan a partir de prolongaciones estolónicas de las paredes celulares de los zooides más antiguos. Cuando alcanzan una cierta altura, aún generan otros individuos nuevos de la misma forma. El resultado es una colonia dendrítica que aumenta de densidad de abajo arriba. En el orden Alcyonacea se consigue una integración superior debido a la formación de una mesoglea común en forma de medusa, donde las cavidades gastrovasculares están fuertemente empaquetadas. Los zooides de las especies productoras de las colonias mayores están diferenciados en dos formas: los autozooides más elementales, que comen, digieren y distribuyen nutrientes al resto de la colonia; y los sifonozooides, que poseen los órganos reproductores y hacen circular el agua por medio de grandes surcos cicliados que atraviesan el lado de la faringe (véase la figura 19-7). El significado aparente de la diferenciación reside en esta última función, que evita el estancamiento de agua a elevadas densidades de población. El máximo desarrollo colonial entre los corales ha sido alcanzado por el alcionáceo *Bathyalcyon robustum*. Cada colonia madura está formada por un solo autozooide gigante, en cuya pared corporal están embebidos grandes números de sifonozooides hijos. En efecto, los sifonozooides se han convertido en órganos del autozooide parental.

Una estrategia colonial completamente distinta aparece en el orden Gorgonacea. En él el crecimiento es arbóreo, y la integración consiste en algo más que regularidad en las formas de la ramificación. Las colonias de algunas especies parecen abanicos, otras hojas de palma, mientras otras forman delicadas y exuberantes espirales de ramas que contienen zooides. Entre los Coralliidae, que son indudablemente gorgonias, los zooides son tan dimórficos como en las grandes alcionáceas. Pero la similitud probablemente se deba a la convergencia. En los coralíidos, los autozooides y no los sifonozooides, son los que contienen las gónadas.

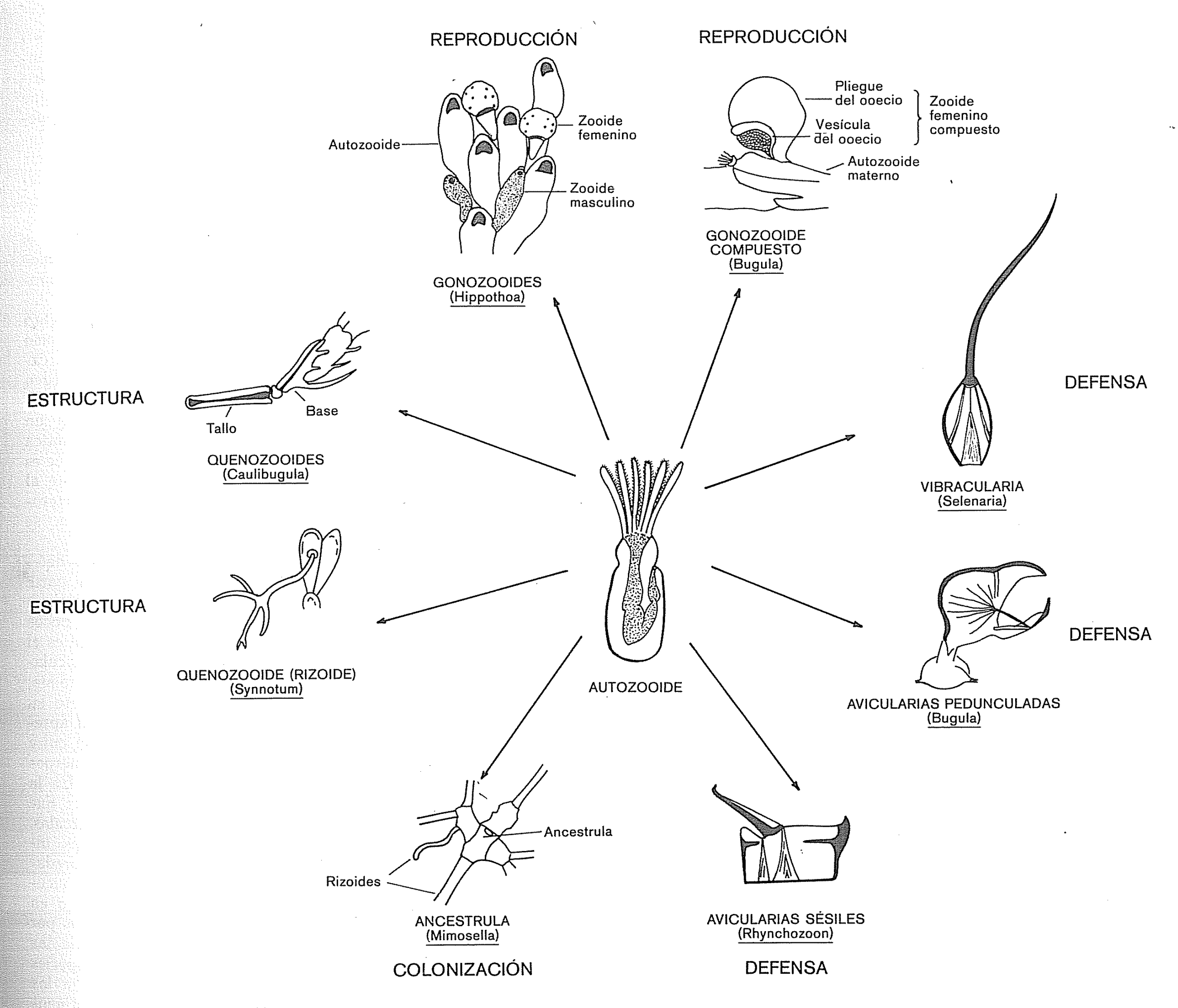


Figura 19-9

Diferenciación de los individuos en colonias de briozoos. Cada uno de los tipos básicos de especialistas (heterozooides) han evolucionado a partir de un autozooide más primitivo, que aún es capaz tanto de reproducirse como de alimentarse. Algunas de las categorías principales de heterozooides pueden verse en el diagrama, junto con los nombres de los géneros representativos que poseen las particulares formas diseñadas. Sólo varias clases de heterozooides se encuentran en cualquiera de las especies.

LOS ECTOPROCTOS

El phylum Ectoprocta, o Bryozoa, que contiene el grueso de los «briozoos» de las antiguas clasificaciones zoológicas, muestran la más avanzada organización colonial de cualquiera de los grupos de celomados. La especialización de los zooides es extrema, rivalizando con la hallada en los sifonóforos acelomados. La mayoría de especies de los ectoproctos son sésiles, formando colonias incrustantes o arborescentes en casi cualquier superficie firme, en ambientes tanto marinos como de agua dulce. A nuestros ojos, algunas de las agregaciones parecen trozos de fino encaje, y otras, musgo o algas marinas en miniatura. Las colonias del género *Cristatella,* son cuerpos en forma de cinta que se arrastran por el sustrato a una velocidad que no sobrepasa los 3 centímetros por día (véase la figura 19-8). Los ectoproctos se nutren de plancton, que capturan con los lofóforos, órganos huecos coronados por tentáculos ciliados. Todas las especies son coloniales. Los zooides se comunican mediante poros a través de las paredes esqueléticas. Los poros están usualmente tapados por células epidérmicas; sólo en *Plumatella* y otros miembros de agua dulce de la clase Phylactolaemata, existen orificios, permitiendo la libre afluencia de líquido celomático.

El polimorfismo de los zooides está limitado a la clase primariamente marina de los Gymnolaemata. La diversidad de especialistas entre estos individuos es enorme, y los briozoólogos apenas han empezado a estudiarlos sistemáticamente. Incluso la clasificación de los tipos morfológicos básicos se halla en estado fluctuante. Los autozooides, que son individuos con órganos de nutrición y reproducción independientes, se distinguen como una categoría superior de heterozooides, la clase de los especialistas juntos (véase la figura 19-9). Uno de los tipos más distintivos de especialistas es la avicularia, que se halla en algunas especies del orden Cheilostomata. El opérculo de este zooide se ha modificado hasta formar una tapadera de bordes afilados que se abre y cierra por medio de conjuntos opuestos de músculos. Las avicularias pedunculadas de *Bugula* y *Synnotum* muestran un notable parecido con la cabeza de un ave, y de hecho son capaces de girarse y morder a los objetos intrusos. La diferencia entre semejante individuo y el supuesto autozooide ancestral es mucho mayor que la existente entre cualesquiera dos castas de insectos sociales, y está emparejada en algún lugar del reino animal sólo por la diversificación de los zooides sifonóforos. Otros especialistas en los ectoproctos incluyen la vibracularia, donde el opérculo está modificado hasta formar una cerda flexible que puede agitarse de un lado para otro; los espinozooides están caracterizados por púas que se proyectan a partir de la pared somática; los gonozooides están especializados en la reproducción sexual; y los interzooides son formas muy reducidas que sirven de placas o cámaras porosas situadas entre los zooides vecinos totalmente formados. Los quenozooides representan una gran variedad de elementos de soporte y anclaje, como los rizoides y otras ligazones radiculares, los elementos tubulares de los estolones de los que surgen los otros zooides, y los discos adherentes. Los quenozooides, conjuntamente con los interzooides, están a menudo tan simplificados en cuanto a estructura, que sus identidades como individuos y no como órganos sólo pueden establecerse a menudo compañándolos con estados evolutivos intermedios y más completamente formados. Su existencia condujo a Silén (1942) a proporcionar la definición estructural última de zooide (o sea, un organismo individual) en los Ectoprocta, que es la de una cavidad encerrada por paredes. Existen aún otros tipos morfológicos. Los nanozooides son réplicas enanas de los autozooides que se dan en las colonias de *Diplosolen* y *Trypostega*. Su función, de tener alguna, es desconocida. El miembro fundador de una colonia de ectoproctos, llamado ancéstrula, adopta a menudo la forma del primer segmento de un estolón. También se presentan zooides compuestos. Como demostraron Woollacot y Zimmer (1972), la redondeada cámara de cría u ooecia de *Bugula* y otros miembros del orden Eurystomata, no es precisamente un zooide modificado. Consiste en dos partes, entre las que es criado el embrión: un pliegue interno, que es una invaginación de la pared somática del gonozooide materno, y una pared externa calcificada, que es un quenozooide distinto derivado del autozooide adyacente al individuo materno. No más de cuatro o cinco clases de heterozooides, incluyendo a los especialistas en reproducción, se hallan en cualquier especie.

La estructura, origen embrionario y evolución de los heterozooides han sido el tema de excelentes estudios por parte de Ryland (1970), Boardman y Cheetham (1973), Cheetham (1973) y Silén (1975). Se han verificado relativamente pocos estudios sobre su comportamiento. Una excepción notable es el trabajo de Kaufmann (1971) sobre las avicularias pedunculadas de *Bugula*. Como puede desprenderse sólo de su anatomía, estas extrañas criaturas son especialistas en defensa, pero su nivel de eficacia es sorprendentemente reducido. Pueden apresar e inmovilizar animales con una longitud comprendida entre 0,5 y 4 milímetros con numerosos apéndices e incluso cuerpos vermiformes de un diámetro inferior a 0,05 milímetros. En la práctica, esto significa que su papel primordial es evitar que se establezcan en la colonia crustáceos gammáridos tubículas. La mayoría de animales que escapan a estas dimensiones, incluidas las larvas de organismos incrustantes y los depredadores más potenciales, son muy poco inhibidos por las avicularias. El análisis general de la ecología del polimorfismo en los briozoos ha sido explorado en un artículo pionero por Schopf (1973). De acuerdo con la teoría ergonómica de las castas (véase el capítulo 14), la frecuencia superior de especies queilostomadas polimórficas se vio que se presentaba en los ambientes más estables, en particular en los bajíos continentales tropicales y en las profundidades del océano. Las formas más avanzadas de heterozooides también se concentran en estos lugares. Que las correlaciones de Schopf hayan sido correcta y detalladamente interpretadas o no, no obstaculiza el hecho de que se dirijan hacia la siguiente y lógica fase de investigación acerca de la historia natural de los briozoos.

Capítulo 20

Los insectos sociales

Los insectos sociales desafían a la mente por las enormes magnitudes de su número y variedad. Hay más especies de hormigas en un kilómetro cuadrado de bosque brasileño que especies de primates existen en todo el mundo, y más obreras en una sola colonia de hormigas cazadoras que todos los leones y elefantes de África. La biomasa y el consumo energético de los insectos sociales exceden a los de vertebrados en la mayoría de hábitats terrestres. Las hormigas en particular, superan a las aves y a las arañas en cuanto a depredación de invertebrados. En las zonas templadas, hormigas y termes compiten con las lombrices en cuanto a remoción del suelo y de las hojas muertas; en los trópicos, las rebasan ampliamente.

Los insectos hacen que el biólogo se enfrente con una gran variedad de organizaciones sociales para estudiar y comparar. Toda la gama de la evolución social es desplegada —repetidamente— por grupos tales como las abejas halíctidas y las avispas esfécidas y véspidas. Existen tantas especies en cada etapa evolutiva, que se puede muestrear midiendo la varianza estadística y efectuando correlaciones parciales. Y el tema está en sus principios. La mayoría de géneros sociales están inexplorados desde el punto de vista de su comportamiento, por lo que sólo se pueden conjeturar los rasgos de sus organizaciones coloniales. Las hormigas constituyen el primer ejemplo. Algo menos de 8000 especies han sido descritas, en el sentido más limitado de asignárseles un nombre en el sistema binomial. W. L. Brown, la principal autoridad en la clasificación de las hormigas, estima que aún quedan otras 4000 especies por descubrir, y la tasa con que aparecen nuevas especies en la literatura parece más que amplia para alumbrarlas. De las quizás 12 000 especies vivientes, menos de 100, o del 1 %, han sido estudiadas con rigor, y menos de 10, sistemática y cuidadosamente. Las especies comprenden alrededor de 270 géneros (Brown, 1973), que representan las mayores unidades que pueden compararse con beneficios más sustanciosos, al efectuar estudios comparativos. Yo juzgo que sólo 49 han sido sometidas a una cuidadosa investigación sociobiológica, y en la mayoría de casos, estos estudios han sido estrechamente concebidos y ejecutados.* Los 220 géneros que quedan se conocen principalmente a partir de notas sobre historia natural, que tienen poco que ver con sus comportamientos sociales. Quizás la mitad de ellas puede decirse que sean virtualmente desconocidas en todos los aspectos, excepto hábitat y lugar de anidamiento. Los otros grupos principales de insectos sociales,

* Los 49 géneros de hormigas mejor conocidos son *Myrmecia, Amblyopone, Onychomyrmex, Rhytidoponera, Cerapachys, Belonopelta, Leptogenys, Odontomachus, Eciton, Labidus, Neivamyrmex, Dorylus* (incluyendo *Anomma*), *Aenictus, Pseudomyrmex, Myrmica, Pogonomyrmex, Aphaenogaster, Messor, Pheidole, Melissotarsus, Leptothorax, Harpagoxenus, Tetramorium, Teleutomyrmex, Anergates, Strongylognathus, Monomorium, Solenopsis, Myrmicina, Cardiocondyla, Crematogaster, Daceton, Trichoscapa, Strumigenys, Smithistruma, Kyidris, Cyphomyrmex, Trachymyrmex, Acromyrmex, Atta, Aneuretus, Iridomyrmex, Tapinoma, Oecophylla, Plagiolepis, Lasius, Formica, Polyergus,* y *Camponotus*. Las referencias vienen en la tabla 20-2.

termes y abejas y avispas sociales, han sido incluso peor explorados.

Por tanto, y a pesar del hecho de que existan alrededor de 3000 publicaciones sobre avispas sociales, 12 000 sobre termes, 35 000 sobre hormigas y 50 000 sobre abejas sociales (Spradbery, 1973), el desarrollo de la sociobiología de los insectos descansa en gran medida en el futuro. El número de investigaciones, la cantidad de publicaciones y el aporte de conocimientos, están en lo que parece una primera fase de crecimiento exponencial. Los entomólogos también han empezado a plantearse las cuestiones centrales de la materia, que podrían establecerse en la siguiente secuencia lógica:

———¿Cuáles son las cualidades únicas de la vida social en los insectos?

———¿Cómo están organizadas las sociedades de los insectos?

———¿Cuáles fueron los pasos evolutivos que condujeron a las formas más avanzadas de organización social?

———¿Cuáles son las fuerzas motrices de la evolución social?

Estas cuestiones fueron consideradas sistemáticamente en mi libro anterior *The Insect Societies,* al que remito al lector para una explicación más completa. Aún se pueden conseguir relatos más detallados y especializados acerca de las abejas sociales (Michener, 1974), en particular abejas meliferas (Chauvin y col., 1968), avispas sociales (Kemper y Döhring, 1967; Richards, 1971; Spradbery, 1973) y termes (Howse, 1970; Krishna y col., 1969, 1970). El resto del capítulo consiste en un resumen de la sociobiología de los insectos, que se inicia con respuestas parciales a las preguntas que se acaban de formular, y se desarrolla de una forma más sistemática al relatar el comportamiento de los grupos clave.

¿QUÉ ES UN INSECTO SOCIAL?

Los insectos sociales «auténticos», o insectos eusociales, como son denominados de manera más técnica, incluyen a todas las hormigas y termes, así como a las abejas y avispas más altamente organizadas. Estos insectos puede distinguirse como un grupo por la posesión común de tres rasgos: 1) los individuos de la misma especie cooperan en el cuidado de los jóvenes; 2) hay una división reproductora del trabajo, con individuos más o menos estériles trabajando en beneficio de los compañeros de nido fecundos; y 3) hay un solapamiento de al menos dos generaciones en etapas de la vida en que son capaces de contribuir al trabajo de la colonia, por lo que la prole ayuda a los progenitores durante algún tiempo de su vida. Estas son las tres cualidades por las que la mayoría de entomólogos definen a la eusociabilidad. Si tenemos en cuenta que es posible que los rasgos se presenten independientemente entre sí, podemos seguir adelante con un mínimo de ambigüedad para definir los niveles *presociales,* basándonos en dos o tres de estos rasgos. El término presocial se refiere a la expresión de cualquier grado de comportamiento social más allá del sexual, pero que no llega a la eusociabilidad. Dentro de esta amplia categoría, pueden reconocerse una serie de estadios sociales inferiores, que se definen en forma matricial en la tabla 20-1. La plena lógica de la reconstrucción de la evolución del comportamiento social, realizada a lo largo de muchos años por entomólogos tan veteranos como Wheeler (1923, 1928), Evans (1958) y Michener (1969), puede percibirse examinando las matrices con atención. En la secuencia *parasocial,* los adultos que pertenecen a la misma generación se ayudan entre sí en diversas medidas. En el nivel más inferior, pueden ser meramente comunitarios, lo que significa que cooperan en la construcción del nido, pero

Tabla 20-1

Grados de sociabilidad en los insectos, mostrando fases parasociales y subsociales que pueden conducir a la forma superior de organización (eusocial).

	Cualidades de la sociabilidad		
Grados de sociabilidad	Cuidado cooperativo de la prole	Castas reproductivas	Imbricación entre generaciones
Secuencia parasocial			
Solitaria	−	−	−
Comunal	−	−	−
Quasisocial	+	−	−
Semisocial	+	+	−
Eusocial	+	+	+
Secuencia subsocial			
Solitaria	−	−	−
Primitivamente subsocial	−	−	−
Subsocial intermedia I	−	−	+
Subsocial intermedia II	+	−	+
	+	+	+

crían a su descendencia por separado. En el nivel siguiente, la *quasisociabilidad*, la prole es atendida de forma cooperativa, pero cada hembra aún pone huevos en algún momento de su vida. En el estado *semisocial*, la cooperación quasisocial se ve mejorada por la adición de una auténtica casta obrera; en otras palabras, algunos miembros de la colonia nunca intentan reproducirse. Finalmente, cuando las colonias semisociales persisten el suficiente tiempo como para que los miembros de dos o más generaciones se solapen y cooperen, la lista de las tres cualidades básicas se completa, y nos referimos a la especie (o a la colonia) calificándola de eusocial. Precisamente, esta secuencia ha sido considerada por Michener y sus asociados como una posible vía evolutiva seguida por las abejas.

La secuencia alterna está formada por los estados *subsociales*. En este caso hay asociación cada vez más estrecha entre la madre y la descendencia. Al nivel más primitivo, la hembra proporciona un cuidado directo durante cierto tiempo, pero se marcha antes de que los jóvenes lleguen a alcanzar la edad adulta. Es posible entonces que el cuidado se extienda hasta el punto en que la madre aún esté presente cuando su descendencia alcance la madurez, y que entonces pudiera ayudarla en la cría de una nueva prole. Sólo queda que algunos miembros del grupo sirvan de obreros permanentes, y la última de las tres cualidades de la eusociabilidad se habrá alcanzado. La ruta subsocial es la que Wheeler y los investigadores más recientes creen que siguieron las hormigas, termes, avispas sociales y, como mínimo, unos pocos grupos de abejas sociales.

Hay una lista de los insectos eusociales, así como un breve resumen de sus hábitos, en la tabla 20-2. En honor a la verdad, hay que decir que, como una estrategia ecológica, la eusociabilidad ha sido irresistiblemente satisfactoria. Es útil pensar en una colonia de insectos como si fuera un organismo difuso, pesando desde menos de un gramo hasta un kilo, y poseyendo de cien a un millón o más de pequeñas bocas. Es un animal que busca alimento como las amebas por territorios fijos de unos pocos metros cuadrados de extensión. Una colonia de la hormiga del suelo común *Tetramorium caespitum*, por ejemplo, contiene una media de 10 000 obreras que pesan 6,5 g, y controlan 40 m² de terreno. La colonia media de la hormiga segadora *Pogonomyrmex badius*, una especie mayor, contiene 5000 obreras que, todas juntas, pesan 40 g y patrullan a lo largo de decenas de metros cuadrados. El gigante de tales «superorganismos» es la colonia de las hormiga cazadora africana *Dorylus wilverthi*, que puede contener como 32 millones de obreras, que pesan un total de 20 kg. Sus columnas regularmente patrullan un área comprendida entre 40 000 y 50 000 m² de extensión. Las avispas tifioides solitarias, los parientes vivientes más próximos a las hormigas, son en comparación minúsculos componentes de la fauna de los insectos. Los termes, de forma similar, superan en rango a las cucarachas. Las cucarachas criptocérquidas, las formas avanzadas subsociales más próximas a los antepasados de los termes, son un insignificante enjambre de especies limitadas a diversas localidades de Norteamérica y norte de Asia. Sólo en las avispas y abejas sociales presentan las especies unos grados evolutivos intermedios mantenidos por sí mismas en competición con las formas eusociales. Proporcionan un arraigo a partir del cual puede deducirse ahora toda la procesión evolutiva.

LA ORGANIZACIÓN DE LAS SOCIEDADES DE INSECTOS

Una vez que una especie ha cruzado el umbral de la eusociabilidad, existen dos medios complementarios por los cuales puede avanzar en la organización colonial: a través de un aumento en el número y grado de especialización de las castas de obreras, y de una ampliación en el código de comunicación por el que los miembros de la colonia coordinan sus actividades. Esta afirmación es la versión insectil de la venerable descripción de que una sociedad, como un organismo y realmente cualquier sistema cibernético, progresa a través de la diferenciación y la integración de sus partes. En el capítulo 14 derivé el teorema no tan obvio de que las castas tienden a proliferar en la evolución hasta que existe una para cada cometido. El límite teórico probablemente no haya sido alcanzado por muchas especies de insectos sociales, pero ha sido perseguido por las formas más avanzadas, hasta el punto de que el número de tipos discernibles y funcionales dentro de la casta de las obreras es a menudo de cinco o más, y quizás exceda a menudo de las diez. La razón de la vaguedad del cálculo es simple. Las castas pueden ser físicas, significando que están basadas en diferencias anatómicas permanentes entre individuos. O pueden ser temporales, lo que quiere decir que los individuos pasan a través de etapas del desarrollo durante las que sirven a la colonia de diversas maneras. El individuo, en otras palabras, pertenece a más de una casta en el transcurso de su vida. Los puristas podrían dudar en calificar a una casta de etapa de desarrollo, pero los exámenes de la teoría ergonómica demostrarán el porqué debe definirse así.

Pueden encontrarse tres castas físicas básicas en las hormigas, pertenecientes todas al sexo femenino: las obreras, los soldados y la reina. Las considero básicas debido a que, por lo común, existen, pero no siempre, como formas ampliamente distintivas, no conectadas con ninguna otra casta por intermediarios. Los machos constituyen una casta adicional, sólo en el sentido más vago. Aún no se ha descubierto ningún caso de auténtico polimorfismo de casta *dentro* del sexo masculino. Hay dos formas de machos en algunas especies de *Hypoponera*, pero incluso en estos casos no se sabe que coexistan en una misma colonia. Los soldados de mayor tamaño a menudo son designados como obreras major, y las formas menores de obreras en coexistencia, como obreras minor. Allí donde existen soldados en una especie, también se hallan obreras invariablemente. Esta última casta es la más versátil de las dos, la que atiende típicamente a la consecución de alimento, cuidado de la descendencia y otras tareas cotidianas. En muchas especies, los soldados ayudan hasta cierto punto, pero en la mayoría

de casos sirven de defensores del nido y de vesículas vivientes para el almacenamiento de alimento líquido (véase el capítulo 14). La casta de las obreras se ha perdido en muchas especies socialmente parásitas, mientras que en unas pocas especies libres, especialmente pertenecientes a la primitiva subfamilia de las Ponerinae, la reina ha sido completamente suplantada por obreras o formas parecidas. En sólo una minoría de especies pueden hallarse juntas las tres castas de hembras. Sin embargo, todas las especies de hormigas producen machos en abundancia, como una parte del ciclo de vida normal de la colonia.

En el curso de la evolución, estas castas han sido elaboradas de diversas y espectaculares formas. En ocasiones, las formas derivadas presentan un pequeño parecido con el tipo ancestral, como por ejemplo los soldados de *Acanthomyrmex*, cuyos pequeños cuerpos están parcialmente arropados bajo sus masivas cabezas, o las reinas macizas y extrañamente formadas de las hormigas legionarias. También a veces hay formas intermedias que conectan las castas básicas femeninas: ergatóginas entre obreras y reinas, y obreras intermedias entre mayores y menores.

Aunque las obreras de sólo una minoría de especies de hormigas estén divididas en subcastas físicas, todas las estudiadas experimentan complejos cambios fisiológicos y de comportamiento con la edad. Estos cambios constituyen variaciones de una casta temporal a otra. El caso de *Formica polyctena*, la hormiga europea de la madera analizada por Otto (1958), parece ser típico. Cada obrera, mientras esté completamente ligada a la colonia, dirige sus actividades indiscriminadamente hacia todos sus miembros o, como máximo, a todos los miembros de una casta dada o estadio de vida. Alrededor de la mitad del tiempo de la obrera es invertido en el descanso, y la otra mitad en alguna actividad social o en la búsqueda de alimento. Hay una tendencia a que las obreras pasen al menos 50 días después de su emergencia como individuos adultos en lo que los investigadores alemanes han denominado *Innendienst* o servicio interior. Las actividades en este sentido incluyen el cuidado de la descendencia, de las reinas y de otras obreras adultas, manejo de las presas muertas en las cámaras del nido y limpieza del mismo. Aun cuando unas pocas obreras se especialicen en una o dos de estas tareas, la mayoría ejecutan la mayoría de ellas, sino todas. Al cabo de unos 50 días, la mayoría se dirigen permanentemente hacia el *Aussendienst* o servicio exterior, durante el que buscan comida y trabajan en la construcción del nido. Aún hay otra especialización posible en la construcción del nido, en que las mismas obreras se concentran en la excavación dentro de él, mientras otras reúnen materiales para los techos. Las ontogenias del comportamiento individual varían en gran medida tanto en contenido como en cronología. Por ejemplo, muchas obreras pasan por el período de servicio interior sin atender en absoluto a la descendencia.

Durante el mismo, los ovarios de las obreras contienen huevos. Hacia el final de este período, empiezan su reabsorción y, hacia el principio del servicio exterior, la reabsorción es total. Otros sugestivos cambios se producen en varias glándulas exocrinas. Las obreras que se concentran en la excavación dentro del nido, por ejemplo, presentan los núcleos de las glándulas mandibulares mayores que en las otras. Cuando los numerosos y sutiles cambios de este tipo se suman, el polietismo de la edad en las hormigas es considerado como extremadamente complejo. Virtualmente todas las categorías de comportamiento social se han mostrado cambiantes en cierta medida, formando muchas de ellas formas discordantes al considerarse en combinación.

Incluso el estado larvario puede servir de casta, a pesar del hecho de que las larvas se hallen virtualmente inmóviles en la mayoría de tipos de hormigas. En muchas especies, las larvas presentan secreciones de las glándulas salivales a los adultos. Se solía pensar que estaban simplemente expulsando materiales de desecho líquidos, pero actualmente hay evidencias irrefutables de que este material tiene un valor nutritivo y que, bajo ciertas circunstancias, juega un importante papel en la economía de la colonia. Por ejemplo, las obreras de *Monomorium pharaonis* soportan la desecación durante períodos de tiempo superiores, cuando tienen acceso a las secreciones larvarias, mientras que las reinas de *Leptothorax curvispinosus* se alimentan constantemente con estas secreciones de una forma que deja pocas dudas sobre que realmente se estén nutriendo.

Aunque los termes no estén filogenéticamente relacionados con las hormigas, han desarrollado un sistema de castas notablemente similar al de éstas en muchos aspectos de capital importancia. Al igual que las hormigas, han producido una casta de soldados altamente especializada, tanto en la estructura de la cabeza como en el comportamiento para la defensa de la colonia, y una casta de obreras minor que es numéricamente dominante en la misma, morfológicamente similar de una especie a otra y de comportamiento versátil. El número de castas físicas en las especies de termes filogenéticamente más avanzados, es algo mayor que en las de hormigas más evolucionadas, pero el grado medio de especialización de las castas individuales es más o menos el mismo. Finalmente, los termes superiores han desarrollado un polietismo temporal que, a grandes rasgos, se parece al de las hormigas.

También existen diferencias. Las castas neutras de termes constan de ambos sexos, en lugar de una exclusividad por parte de las hembras como en el caso de las hormigas, y no existen «zánganos» que sólo vivan para el apareamiento y que estén programados para una temprana muerte postreproductora. Allí donde las larvas de las hormigas son como gusanos e incapaces de contribuir al trabajo de la colonia de otra forma que no sea la biosíntesis de nutrientes, los termes inmaduros son ninfas activas de una forma y comportamiento no radicalmente distintos a las formas maduras. En los termes más primitivos, las ninfas contribuyen al trabajo de la colonia; en otras palabras, existe un empleo del «trabajo infantil». Este no es el caso de los termes superiores (familia Termitidae), donde las formas inmaduras dependen por completo de una casta de obreras bien diferenciada. Finalmente, los termes en general presentan un amplio conjunto de «reproductores suple-

Tabla 20-2
Sinopsis de los insectos sociales.

Grupo taxonómico	Historia natural y comportamiento social	Referencias
ORDEN HYMENOPTERA (avispas, hormigas y abejas)		
SUPERFAMILIA SPHECOIDEA (avispas esfecoides)		
FAMILIA SPHECIDAE		
SUBFAMILIA SPHECINAE		
Trigonopsis y otros	Universales. La mayoría de especies de esfecinas son solitarias. *Trigonopsis cameronii* es comunal: hasta cuatro hembras cooperan en la construcción de un gran nido, pero las descendencias aún se crían separadas.	W. G. Eberhard (1972)
SUBFAMILIA PEMPHREDONINAE		
Microstigmus y otros	Universales. La mayoría de pemfredoninas son solitarias. Hasta 11 hembras de *Microstigmus comes*, una especie de América Central, cooperan en la construcción y guardia de un solo nido comunal. Las evidencias preliminares indican que un individuo es el que pone los huevos, mientras que los otros actúan como obreras. Por tanto, la especie es semisocial o primitivamente eusocial.	Matthews (1968a, b)
SUBFAMILIA CRABRONINAE		
TRIBU CRABRONINI		
Crabro, Moniaecera, y otros	Universal. La mayoría de especies de crabroninas son solitarias. Dos o tres hembras de *Moniaecera asperata* pertenecientes a la misma generación, anidan comunalmente, pero no cooperan en la cría de la descendencia. Se ha registrado un comportamiento similar en *Crossocerus dimidiatus*.	Evans (1964), Evans y Eberhard (1970), Peters (1973)
TRIBU CERCERINI		
Cerceris y otros	Universales. La mayoría de especies de cercerinas son solitarias. En *Cerceris rubida*, permanecen hasta cinco hijas con la madre, guardando el nido en cooperación pero criando sus propias descendencias por separado.	Grandi (1961)
SUPERFAMILIA VESPOIDEA (avispas vespoides)		
FAMILIA EUMENIDAE		
SUBFAMILIA EUMENINAE		
Eumenes, Ancistrocerus, Leptochilus, Odynerus, Pterocheilus, y otros: avispas alfareras y formas relacionadas	Casi universales. La mayoría de especies son solitarias, pero unas pocas practican el aprovisionamiento progresivo, siendo por tanto subsociales. *Synagris cornuta* incluso macera las presas y las proporciona directamente a las larvas.	Evans (1958), Evans y Eberhard (1970)
FAMILIA VESPIDAE		
SUBFAMILIA STENOGASTRINAE		
Stenogaster, Eustenogaster, Liostenogaster, Parischnogaster	De India a Nueva Guinea. Subsociales, con maceración de las presas y suministro directo a las larvas. En algunas *Parischnogaster* y *Stenogaster*, las hijas permanecen con sus madres al menos durante un cierto tiempo, añadiendo celdas y criando su propia descendencia. En al menos una especie de *Parischnogaster*, existe también una división del trabajo, sirviendo como obreras las hembras no fertilizadas; la relación genética entre ambas castas aún no se conoce.	F. X. Williams (1919), Iwata (1967), Yoshikawa y col. (1969)
SUBFAMILIA POLISTINAE		
TRIBU ROPALIDIINI		
Ropalidia	De África a Asia tropical, Nueva Guinea y Australia. Las colonias de hembras parecen ser quasisociales, y pudiera existir al menos una división temporal del trabajo entre hembras reproductoras y obreras.	Yoshikawa (1964), Iwata (1969), Spradbery (1973)

Tabla 20-2 *(continuación)*

Grupo taxonómico	Historia natural y comportamiento social	Referencias
TRIBU POLYBIINI *Polybia, Belonogaster, Polybioides, Apoica, Mischocyttarus, Brachygastra (= Nectarina), Chartergus, Synoeca,* y otros: avispas polibiinas	Partes tropicales de África, Asia, y especialmente el Nuevo Mundo. Todas las especies parecen ser eusociales, con las hembras divididas en castas reproductoras y obreras, que al menos, son funcionalmente distintas. Muchas de las especies del Nuevo Mundo poseen orgànizaciones sociales avanzadas, marcadas por castas distintas físicamente y colonias grandes y longevas. Los nidos a menudo tienen una estructura elaborada, evidentemente diseñados en buena parte para proporcionar defensa contra hormigas y otros depredadores. Las colonias usualmente se multiplican por enjambrazón, durante el que las reinas supernumerarias parten hacia nuevos lugares de anidamiento, acompañadas por una parte de la fuerza obrera.	Richards y Richards (1951), Richards (1969), Evans y Eberhard (1970), Pardi y Piccioli (1970), Wilson (1971a), Jeanne (1972), Schremmer (1972), Spradbery (1973)
TRIBU POLISTINI *Polistes:* avispas cartoneras	Universales, conteniendo unas 150 especies. Primitivamente eusociales. Cuatro especies, en ocasiones separadas como el género «*Sulcopolistes*», son parásitos sociales de otras especies de *Polistes.* Las colonias son fundadas por lo común por una sola reina o pequeños grupos de ellas pertenecientes a la misma generación, pero en ocasiones (en especies tropicales) se generan por enjambrazón. Véase el relato en otra parte de éste capítulo.	Pardi (1948), Deleurance (1957), Yoshikawa (1963), Eberhard (1969), Yamane (1971), Guiglia (1972), Spradbery (1973)
SUBFAMILIA VESPINAE *Vespa, Provespa, Vespula:* avispas propiamente dichas	Eurasia, Norte de África y Norteamérica, con una mayor diversidad en Asia oriental. Todas las especies son eusociales avanzadas, con una reina físicamente distinta y castas de obreras, colonias conteniendo cientos o miles de individuos, nidos papiráceos de elaborada construcción, y avanzadas formas de comunicación química y auditiva. Seis especies de *Vespa* y *Vespula,* son parásitos sociales sobre miembros del mismo género, mientras que *Vespa mandarinia* hace presas en cierta medida sobre la prole de otras especies de vespinas. Véase el relato en otra parte de este capítulo.	Ishay y col. (1967), Kemper y Döhring (1967), Guiglia (1972), Ishay y Landau (1972), Spradbery (1973)
SUPERFAMILIA FORMICOIDEA (hormigas) FAMILIA FORMICIDAE (hormigas) «COMPLEJO MIRMECIOIDE» SUBFAMILIA SPHECOMYRMINAE *Sphecomyrma*	Sólo fósil; Cretácico en Estados Unidos, Canadá y Rusia. Las hormigas más primitivas que se conocen, formando la unión entre los miembros modernos del complejo mirmecioide y las avispas tifioides solitarias.	Wilson y col. (1967), G. Dlusski (comunicación personal)
SUBFAMILIA MYRMECIINAE *Myrmecia* y otros: hormigas toro o bulldog	Los géneros vivientes son *Myrmecia* de Australia y Nueva Caledonia, y *Nothomyrmecia* de Australia. Se han hallado otros géneros fósiles a principios del Terciario en Europa y Sudamérica. Morfológicamente son los miembros más primitivos del complejo mirmecioide. Las especies vivientes son avanzados insectos eusociales, con diferencias físicas bien desarrolladas entre la reina y la casta de las obreras, colonias con cientos o miles de individuos y complejas formas de comunicación química. Pero comparadas con otras hormigas, las mirmeciinas presentan algunos rasgos sociales primitivos: las reinas fundadoras de la colonia aún buscan comida mientras crían a la primera descendencia, las larvas son móviles hasta cierto punto, las obreras no reclutan a otras hacia la comida, etc. Véase el relato en otra parte del capítulo.	Wheeler (1933), Haskins y Haskins (1950), Haskins (1970), Gray (1971a, b), Wilson (1971a)

Tabla 20-2 *(continuación)*

Grupo taxonómico	Historia natural y comportamiento social	Referencias
SUBFAMILIA PSEUDOMYRMECINAE *Pseudomyrmex, Pachysima, Tetraponera, Viticicola*	Zonas tropicales de todo el mundo, Australia incluida, formas débiles y casi exclusivamente arborícolas. Algunas especies viven en simbiosis obligada con plantas como *Acacia, Barteria* y *Vitex,* que las defienden de insectos y mamíferos herbívoros. Las larvas presentan unos sacos especiales en la parte del cuerpo situada por debajo de la cabeza, donde las obreras sitúan el alimento.	Janzen (1967, 1972), Wilson (1971a)
SUBFAMILIA DOLICHODERINAE		
TRIBU ANEURETINI *Aneuretus* y otros	La única especie viviente conocida, *Aneuretus simoni,* se limita a Ceilán. Se han descrito especies fósiles del Oligoceno, en Estados Unidos y Europa. *A. simoni,* desde un punto de vista sociobiológico, no difiere básicamente de las restantes Dolichoderinae, considerándose que proviene de antiguas aneuretinas. La casta de las obreras se divide en subcastas major y minor, las colonias son grandes y la comunicación química, que incluye los sistemas de pistas, se halla relativamente avanzada.	Wilson y col. (1956)
TRIBU DOLICHODERINI *Dolichoderus, Acanthoclinea, Hypoclinea, Monacis,* y otros	*Hypoclinea* es universal; otros géneros se limitan a Australia o a los trópicos del Nuevo Mundo. Las colonias son muy grandes, y a menudo viven en nidos múltiples conectados por prolongadas pistas olorosas. Al menos en el caso de *Hypoclinea,* las pistas olorosas también se usan como parte de las rutas de búsqueda de alimento por los troncos, para alcanzar a los insectos homópteros productores de melaza y otros recursos alimentarios. *Dolichoderus* y *Monacis,* géneros endémicos en el Nuevo Mundo, también son exclusivamente arborícolas. El aguijón se ve reemplazado por sustancias químicas, en su mayoría terpenoides, elaboradas por la glándula anal, que sirven para repeler a los enemigos y alarmar a las compañeras de nido. Son hormigas grandes, ocasionalmente de cuerpo duro.	Wheeler (1910), Kempf (1959), Wilson (1971a)
TRIBU LEPTOMYRMECINI *Leptomyrmex*	Australia y Nueva Caledonia. Hormigas grandes y débiles con la presencia de una reina sin alas ergatoide, y una casta repleta entre las obreras mayores. El aguijón se ha reducido, pero aún puede ser funcional.	Wheeler (1910, 1934)
TRIBU TAPINOMINI *Tapinoma, Azteca, Bothriomyrmex, Conomyrma, Dorymyrmex, Forelius, Iridomyrmex, Liometopum, Technomyrmex,* y otros; incluye hormigas de Argentina *(Iridomyrmex humilis)* y con hormigas *(I. detectus* y otras especies similar de Australia)	Universal, especialmente abundante en Australia, Nueva Guinea y el Nuevo Mundo. Colonias grandes o muy grandes, que a menudo ocupan múltiples lugares de anidamiento conectados por pistas en los troncos de larga duración. Las pistas en los troncos también conducen a los recursos alimentarios, incluyendo a los insectos homópteros que producen melazas. Como en las Dolichoderini, el aguijón ha sido reemplazado por un sistema de alarma-defensa químico. Las obreras son de pequeñas a medias, de cuerpo suave y movimientos veloces.	Wheeler (1910), M. R. Smith (1936), Blum y Wilson (1964), Markin (1970), Benois (1973)
SUBFAMILIA FORMICINAE		
TRIBU MYRMECORHYNCHINI *Myrmecorhynchus*	Australia. Formicina arborícola relativamente primitiva que anida en grietas en los tallos y otros puntos de los árboles. Las obreras se dividen en castas major y minor. Su historia natural es poco conocida. En estas y en todas las demás formicinas, el aguijón ha sido reemplazado por ácido fórmico, que es elaborado por una glándula venenosa especial separada del aparato del aguijón.	Wilson (1971a)

Tabla 20-2 *(continuación)*

Grupo taxonómico	Historia natural y comportamiento social	Referencias
TRIBU GESOMYRMECINI *Gesomyrmex*	Asia tropical. También se conocen a partir del ámbar Báltico (Oligoceno) de Europa. Son relativamente primitivas, arborícolas y con subcastas major y minor de obreras. Su historia natural se conoce poco.	Wheeler (1910), Wilson (1971a)
TRIBU MYRMOTERATINI *Myrmoteras*	Asia tropical. Son hormigas pequeñas y depredadoras con grandes mandíbulas que se abren más de 180°, y cierran como una trampa de resorte. Forman pequeñas colonias que anidan en el suelo de los bosques lluviosos. Su historia natural es poco conocida.	Wilson (1971a)
TRIBU MELOPHORINI *Melophorus, Lasiophanes, Notoncus, Prolasius*	*Lasiophanes* se da en las zonas templadas de Sudamérica; otros géneros son australianos. Se trata de hormigas de tamaño medio, que habitan en el suelo y que forman colonias con una población de moderada a muy numerosa. Algunas especies de *Melophorus* cosechan semillas.	W. L. Brown (1955, 1973)
TRIBU PLAGIOLEPIDINI *Plagiolepis, Acantholepis, Acropyga, Anoplolepis*	*Acropyga,* que se da desde Asia tropical hasta Australia y en los trópicos del Nuevo Mundo, se caracteriza por obreras ciegas y subterráneas que atienden a insectos homópteros que viven en las raíces; en algunos lugares es lo bastante abundante como para constituir una plaga para la agricultura. Los géneros restantes se limitan al Viejo Mundo; en su mayoría buscan alimento por encima del suelo y son diversos en cuanto a forma corporal, tamaño y ecología.	Bünzli (1935), Weber (1944), Steyn (1954), E. S. Brown (1959)
TRIBU OECOPHYLLINI *Oecophylla:* hormigas tejedoras	Desde Asia tropical hasta el norte de Australia; y África ecuatorial. También en el Oligoceno de Europa y el Mioceno de Kenya. Hormigas arborícolas, grandes y agresivas. Las obreras construyen nidos manteniendo las hijas juntas mediante una seda larvaria; emplean a las larvas como lanzaderas, manteniéndolas en sus mandíbulas y moviéndolas en sentido longitudinal a lo largo de los bordes de las hojas. Las obreras se dividen en una casta major y otra minor, comprendiendo la primera a las recolectoras y las últimas a las nodrizas.	Ledoux (1950), Way (1954a, b), Sudd (1963), Wilson y Taylor (1964), Wilson (1971a)
TRIBU FORMICINI *Formica, Acanthomyops, Brachymyrmex, Lasius, Paratrechina, Polyergus, Pseudolasius,* y otros	Universales. Rivalizan con las Camponotini como grupo dominante de Formicinae; también son las mayores y más diversas. Entre los muchos tipos adaptativos se hallan las grandes hormigas diurnas del género *Formica,* que incluye a especies que parasitizan o esclavizan a otras. Los géneros *Polyergus* y *Rossomyrmex* son exclusivamente esclavizadores, explotando a *Formica. Acanthomyops* es evidentemente un parásito temporal de *Lasius;* durante su fase de vida libre, la colonia está compuesta por un gran número de obreras ciegas y subterráneas que atienden a los insectos homópteros de las raíces. *Brachymyrmex* consiste en hormigas muy pequeñas; algunas especies buscan comida por encima del suelo y otras son exclusivamente subterráneas. Las obreras de *Pseudolasius* se dividen en subcastas, pero las de otras especies son monomórficas. Se podrían citar muchos otros ejemplos para ilustrar la gran diversidad de formas físicas y sistemas sociales que a menudo concurren incluso dentro de los géneros de Formicini.	Wilson (1955a, 1971a), Sudd (1967), Wing (1968), W. L. Brown (1973), Francoeur (1973)
TRIBU CAMPONOTINI *Camponotus, Calomyrmex, Opisthopsis, Polyrhachis;* algunas	*Camponotus* es el mayor y más ampliamente distribuido de todos los géneros de hormigas, dándose en todos los continentes y desde la	Sudd (1967), Sanders (1970), Lévieux (1971),

Tabla 20-2 *(continuación)*

Grupo taxonómico	Historia natural y comportamiento social	Referencias
especies de *Camponotus* se denominan hormigas carpinteras	línea de los árboles hasta los bosques tropicales. Sus especies muestran más diversidad ecológica y de comportamiento que la mayoría de tribus de hormigas. Casi todas las especies de *Camponotus* son polimórficas, poseyendo subcastas mayores y menores bien definidas. Las obreras son grandes y las colonias, relativamente populosas, conteniendo en algunos casos cientos o miles de adultos. *Polyrhachis* es un género extenso y diverso que contiene grandes hormigas monomórficas; sus especies pueden hallarse desde África hasta Australia. *Calomyrmex* y *Opisthopsis* son formas monomórficas limitadas a Australia.	Wilson (1971a), Benois (1972), Hölldobler y col. (1974)
«COMPLEJO PONEROIDE»		
SUBFAMILIA PONERINAE		
TRIBU AMBLYOPONINI *Amblyopone* y otros	*Amblyopone*, un género universal, es uno de los grupos más primitivos de hormigas, y el más primitivo del complejo poneroide. Las colonias son pequeñas, vagamente organizadas, y construyen nidos pobremente organizados en el suelo. Las diferencias entre las castas de la reina y de las obreras son típicas de las hormigas, pero débilmente desarrolladas. La comunicación parece ser primitiva. Las colonias son fundadas por reinas únicas que dejan periódicamente el nido para buscar presas. Las obreras, algunas veces, transportan a las larvas hasta grandes presas y no al revés. *Myopopone*, que se da desde Asia tropical hasta Nueva Guinea, presenta hábitos similares. *Onychomyrmex*, un género australiano, ha desarrollado de forma independiente el comportamiento de las hormigas legionarias, incluyendo el nomadismo y los ataques en masa sobre las presas, para vencer a los grandes insectos. La biología de *Mystrium* y *Prionopelta* es poco conocida.	Wheeler (1916, 1933), Wilson (1958a), W. L. Brown (1960, 1973), W. L. Brown y col. (1970), Haskins (1970), Gotwald y Lévieux (1972)
TRIBU ECTATOMMINI *Ectatomma* y otros	*Ectatomma* (trópicos del Nuevo Mundo), *Acanthoponera* (trópicos del Nuevo Mundo), *Gnamptogenys* y *Heteroponera* (trópicos del Nuevo Mundo y región indo-australiana), y *Rhytidoponera* (de Asia tropical a Australia), son hormigas con un tamaño de medio a grande, y con poblaciones moderadamente populosas, que presentan organizaciones sociales relativamente avanzadas. *Discothyrea* y *Proceratium* son hormigas secretoras que forman pequeñas colonias y hacen presa en los huevos de las arañas. Se considera que las primitivas ectatomminas dieron origen a las Myrmicinae, posiblemente a finales del Mesozoico.	W. L. Brown (1957, 1973), Wilson (1971a)
TRIBU TYPHLOMYRMECINI *Typhlomyrmex*	Trópicos del Nuevo Mundo. Su historia natural es poco conocida. Forman colonias de tamaño moderado y a menudo buscan comida en masa por debajo de las cortezas.	Brown (1965, 1973)
TRIBU PONERINI *Ponera* y otros	Es la más diversificada y abundante tribu de las Ponerinae. *Ponera* e *Hypoponera*, de distribución universal, se componen de hormigas diminutas y tímidas que viven en colonias pequeñas y vagamente organizadas en la madera en descomposición y el suelo, y se alimentan de colémbolos y otros pequeños artrópodos. A pesar de ser muy abundantes, su comportamiento se conoce aún poco. *Cryptopone* es un género pantropical, con un comportamiento aún más secretor. En los trópicos del Viejo Mundo hay una gama de colonias medias y grandes de *Bothroponera*, *Brachyponera*, *Diacamma* y *Myopias*, que forman colonias mayores y evidentemente mejor organizadas.	Wheeler (1936), Wilson (1955b, 1958a, c, 1971a), LeMasne (1956b), W. L. Brown (1965 y referencias incluidas, 1973, 1975), Gotwald y Brown (1966), Colombel (1970a, b), Haskins y Zahl (1971), Lévieux (1972)

Tabla 20-2 *(continuación)*

Grupo taxonómico	Historia natural y comportamiento social	Referencias
Ponera y otros *(cont.)*	*Myopias* es notable por su extrema especialización en las presas; ciertas especies se alimentan sólo de milpiés, otras de coleópteros u hormigas, y así sucesivamente. *Leptogenys* es un género pantropical de hormigas débiles que se mueven con rapidez. Muchas especies forman colonias de tamaño desde pequeño hasta moderado, que hacen presa en las cochinillas (crustáceos isópodos). Otras, que forman de grandes a enormes colonias, se comportan como las hormigas legionarias, marchando en columnas para depredar a los termes y otros artrópodos. *Simopelta* se comporta también como una hormiga legionaria, efectuando incursiones sobre otras hormigas; lo mismo puede decirse de *Termitopone* de los trópicos del Nuevo Mundo, y de *Megaponera* y otros géneros diversos de grandes hormigas africanas, que se alimentan de termes. *Odontomachus* y *Anochetus* son de distribución pantropical; estas hormigas son depredadoras, utilizando finas mandíbulas parecidas a cepos para agarrar a las presas.	
TRIBU PLATYTHYREINI		
Platythyrea	Pantropicales. Hormigas débiles, de movimientos muy rápidos y a menudo arborícolas. Su biología es poco conocida; con frecuencia depredan a los termes.	W. L. Brown (1952a, 1975), Wilson (1971a)
TRIBU CYLINDROMYRMECINI		
Cylindromyrmex	Trópicos del Nuevo Mundo. Pequeñas colonias anidan en la madera en descomposición y cavidades de las plantas, y parece que depredan a los termes. Su historia natural se desconoce.	W. L. Brown (1975)
TRIBU CERAPACHYINI		
Cerapachys, Leptanilloides, Simopone, Sphinctomyrmex	*Cerapachys* (pantropical) y *Sphinctomyrmex* (trópicos del Viejo Mundo) ejecutan ataques en masa sobre otras especies de hormigas, que parecen ser sus presas exclusivas.	Wheeler (1936), Wilson (1958a, b), W. L. Brown (1975 y comunicación personal)
TRIBU ACANTHOSTICHINI		
Acanthostichus	Trópicos del Nuevo Mundo. Sus colonias anidan en el suelo y asaltan a los termes.	W. L. Brown (comunicación personal)
SUBFAMILIA LEPTANILLINAE		
Leptanilla	Pantropicales. Hormigas diminutas y muy secretoras que aparentemente se comportan como las hormigas legionarias, pero su biología se desconoce aún casi por entero.	Wilson (1971a)
SUBFAMILIA DORYLINAE		
TRIBU DORYLINI		
Dorylus: hormigas guerreras u hormigas legionarias del Viejo Mundo	Trópicos del Viejo Mundo. Hormigas legionarias avanzadas. *Dorylus* ataca a los termes y a una gran variedad de otros artrópodos. Sus colonias son las mayores de los insectos sociales, conteniendo ocasionalmente hasta 20 millones de obreras.	Wheeler (1922), Raignier y van Boven (1955), Schneirla (1971), Wilson (1971a), Raignier (1972)
TRIBU AENICTINI		
Aenictus: hormigas legionarias del Viejo Mundo	Trópicos del Viejo Mundo. Hormigas legionarias avanzadas que depredan en su mayoría a avispas y otras especies de hormigas.	Wilson (1964, 1971a), Schneirla (1971)
SUBFAMILIA ECITONINAE		
TRIBU ECITONINI		
Eciton, Labidus, Neivamyrmex: hormigas legionarias del Nuevo Mundo	Trópicos del Nuevo Mundo. Hormigas legionarias avanzadas. Las colonias se alimentan realizando asaltos masivos sobre otros artrópodos, especialmente avispas y hormigas sociales. Véase el relato en otra parte de este capítulo.	Borgmeier (1955), Schneirla (1971), Wilson (1971a), W. L. Brown (1973)

Tabla 20-2 *(continuación)*

Grupo taxonómico	Historia natural y comportamiento social	Referencias
TRIBU CHELIOMYRMECINI		
Cheliomyrmex: hormigas legionarias del Viejo Mundo	Trópicos dèl Nuevo Mundo. Hormigas legionarias. De morfología relativamente primitiva; comportamiento desconocido.	Gotwald (1971), Schneirla (1971)
SUBFAMILIA MYRMICINAE		
TRIBU MELISSOTARSINI		
Melissotarsus, Rhopalomastix	*Melissotarsus*, que se da en África y Madagascar, forma colonias de tamaño moderado que anidan en la corteza de los árboles en pie y buscan cóccidos. La biologia de *Rhopalomastix*, un género tropical asiático, es desconocida.	Delage-Darchen (1972)
TRIBU MYRMICINI (en sentido amplio)		
Myrmica, Aphaenogaster, Cardiocondyla, Chelaner, Leptothorax, Lordomyrma, Messor, Monomorium, Myrmecina, Oligomyrmex, Pheidole, Pheidologeton, Pogonomyrmex, Pristomyrmex, Solenopsis, Tetramorium, Triglyphothrix, Veromessor, y otros	Universales. Es la tribu de hormigas mayor y más diversificada ecológicamente. La mayoria de géneros son monomórficos, pero otros muestran diversos grados de diferenciación en casta obrera y unos pocos (como *Oligomyrmex* y *Pheidole*) son muy dimórficos. La mayor parte de especies son insectivoras generalizadas, recolectando también jugos azucarados. Pero *Messor, Pogonomyrmex, Veromessor* y muchos miembros de *Monomorium* y unos pocos de otros géneros, se han convertido en hormigas segadoras, dependiendo en gran medida de las semillas.	Ettershank (1966), Cole (1968), Wilson (1971a), W. L. Brown (1973)
TRIBU OCHETOMYRMECINI		
Ochetomyrmex, Blepharidatta, Wasmannia	Trópicos del Nuevo Mundo. *Wasmannia* forma grandes colonias con múltiples reinas; sus pequeñas obreras utilizan pistas olorosas en los troncos.	Wilson (1971a)
TRIBU ATTINI		
Atta, Acromyrmex, Apterostigma, Cyphomyrmex, Trachymyrmex, y otras: hormigas cultivadoras de hongos; *Atta* y *Acromyrmex* también se conocen con el nombre de hormigas cortadoras de hojas	Trópicos y zonas templadas del Nuevo Mundo. Las obreras crían y consumen hongos simbióticos especializados. El sustrato en que se crían los hongos varía de uno a otro género: *Cyphomyrmex* y *Trachymyrmex* utilizan excrementos de insectos de forma extensiva, *Atta* y *Acromyrmex* cortan hojas y flores frescas, etc.	Weber (1966, 1972), Martin y Martin (1971), Wilson (1971a), Cherrett (1972), Martin y col. (1973)
TRIBU MERANOPLINI		
Meranoplus, Calyptomyrmex, Maryriella	Trópicos del Viejo Mundo y Australia. Colonias de pequeñas a medias. *Meranoplus* cosecha semillas, siendo su comportamiento poco conocido.	Wilson (1971a)
TRIBU CATAULACINI		
Cataulacus	Trópicos del Viejo Mundo. Arborícolas; biología en su mayor parte desconocida.	Bolton (1974)
TRIBU CEPHALOTINI		
Cephalotes, Paracryptocerus, Procryptocerus, Zacryptocerus	Trópicos del Nuevo Mundo. Totalmente arborícolas. La mayoria de especies presentan castas de obreras polimórficas; en algunos casos, se dividen en formas extremas major y minor. Las primeras usan cabezas en forma de escudo para guardar las entradas del nido. Omnívoras, confían de forma extensiva en la alimentación a partir de insectos y otros animales muertos.	Kempf (1951, 1958), Creighton y Gregg (1954), Wilson (1971a)
TRIBU CREMATOGASTRINI		
Crematogaster	Universales. Uno de los mayores géneros, especialmente abundante y diverso en los trópicos del Viejo Mundo. Las colonias desde moderadas hasta muy extensas, son terrestres o arborícolas, según la especie. El abdomen tiene forma de corazón y puede extenderse sobre la cabeza, permitiendo la aplicación de secreciones tóxicas por parte del aguijón, que por otra parte no es funcional. Las obreras buscan insectos y jugos azucarados a lo largo de sistemas de pistas bien desarrolladas, que proceden de una fuente única, las glándulas tibiales de las patas traseras.	Soulié (1960a, b, 1964), Buren (1968), Leuthold (1968a, b), Hocking (1970)

Tabla 20-2 *(continuación)*

Grupo taxonómico	Historia natural y comportamiento social	Referencias
TRIBU METAPONINI *Metapone*	Pantropicales. Hormigas grandes y muy armadas que anidan en pequeñas colonias en la madera muerta, y evidentemente se alimentan de termes. La biología de este grupo relativamente escaso es desconocida.	Wilson (1971a), W. L. Brown (comunicación personal)
TRIBU DACETINI *Daceton, Acanthognathus, Colobostruma, Epopostruma, Mesostruma, Orectognathus, Smithistruma, Strumigenys,* y otros	Universales; especialmente diversas y abundantes en zonas tropicales. Los géneros más primitivos, incluyendo a *Daceton* de Sudamérica y *Orectognathus* de Australia, son hormigas de medianas a grandes que buscan comida en terreno abierto, y hacen presa en diversos artrópodos. Los géneros más avanzados morfológicamente están formados por hormigas pequeñas y secretoras que se alimentan de artrópodos de cuerpo suave, especialmente colémbolos.	W. L. Brown (1952b, 1973), W. L. Brown y Wilson (1959), Wilson (1962b), W. L. Brown y Kempf (1969)
TRIBU BASICEROTINI *Basiceros* y otros	*Basiceros,* género limitado a los trópicos del Nuevo Mundo, contiene hormigas grandes y perezosas que se alimentan de termes. *Eurhopalothrix* y *Rhopalothrix,* que son pantropicales, consisten en formas diminutas y secretoras, al menos una de las cuales hace presa en artrópodos pequeños de cuerpo suave.	W. L. Brown y Kempf (1960)
SUPERFAMILIA APOIDEA (abejas) FAMILIA HALICTIDAE SUBFAMILIA NOMIINAE *Nomia:* abejas sudadoras	La mayoría de especies son evidentemente solitarias. Algunas del Viejo Mundo son comunales, y quizás incluso quasisociales o semisociales.	Michener (1974)
SUBFAMILIA HALICTINAE TRIBU AUGOCHLORINI *Augochlora, Augochloropsis, Neocorynura,* y otros: abejas sudadoras	Primariamente del Nuevo Mundo, sobre todo tropicales. La mayoría de especies son solitarias, pero otras ostentan diversos grados de comportamientos comunales, semisociales o primitivamente eusociales. Colonias pequeñas.	Michener (1974)
TRIBU HALICTINI *Halictus, Agapostemon, Dialictus, Evylaeus, Lasioglossum, Paralictus, Pseudagapostemon, Sphecodes,* y otros: abejas sudadoras	Universales, compuestas por un número muy elevado de especies. El grupo tiende a ser reemplazado en los trópicos del Nuevo Mundo por las Augochlorini. La mayoría de especies son solitarias, pero unas pocas son comunales y muchas primitivamente eusociales. Especies eusociales ocasionales presentan diferencias reina-obreras bien desarrolladas, y forman colonias perennes con cientos de miembros; pero la mayoría son monomórficas y forman colonias reducidas de vida relativamente corta. *Paralictus* y *Sphecodes* son parásitos no sociales que anidan.	Sakagami y Michener (1962), Ordway (1965, 1966), Batra (1966, 1968), Knerer y Atwood (1966), Michener (1966a, b, 1974), Knerer y Plateaux-Quénu (1967a, b), Michener y Kerfoot (1967), Sakagami y Hayashida (1968), Wille y Orozco (1970), Eickwort y Eickwort (1971, 1972, 1973a, b), Plateaux-Quénu (1972, 1973), Brothers y Michener (1974)
FAMILIA ANDRENIDAE SUBFAMILIA ANDRENINAE *Andrena* y otros pocos géneros menores	Principalmente en las zonas templadas del norte. La mayoría de especies son solitarias, y unas pocas parasociales (presumiblemente comunales).	Michener (1974)

Tabla 20-2 *(continuación)*

Grupo taxonómico	Historia natural y comportamiento social	Referencias
SUBFAMILIA PANURGINAE		
Panurgus, Calliopsis, Meliturga, Nomadopsis, Panurginus, Perdita, y otros	Universales. La mayoría de especies son solitarias, pero unas pocas, como *Panurgus* y *Perdita,* son comunales.	Michener (1974)
FAMILIA MEGACHILIDAE		
SUBFAMILIA MEGACHILINAE		
TRIBU MEGACHILINI		
Megachile, Chalicodoma, Chelostoma, Hoplitis, Osmia, y otros	Universales. La mayoría de especies de este gran conjunto son solitarias, pero unos pocos miembros de *Chalicodoma* y *Osmia* son comunales o posiblemente quasisociales.	Michener (1974)
TRIBU ANTHIDIINI		
Anthidium y otros	Universales. La mayoría de especies son solitarias, pero unos pocos miembros de *Dianthidium, Heteranthidium* e *Immanthidium* son comunales.	Michener (1974)
FAMILIA ANTHOPHORIDAE		
SUBFAMILIA ANTHOPHORINAE		
TRIBU EXOMALOPSINI		
Exomalopsis, Paratetrapedia, y otros	Nuevo Mundo, especialmente zonas tropicales. Todas las *Exomalopsis* son coloniales por lo que se sabe hasta la fecha, y probablemente comunales.	Michener (1974)
TRIBU EUCERINI		
Eucera, Melissodes, Peponapis, Svastra, Tetralonia, y otros	Universales. En su mayor parte solitarias, pero unas pocas especies de *Eucera, Melissodes* y *Svastra* anidan en colonias y son presumiblemente comunales.	Michener (1974)
SUBFAMILIA XYLOCOPINAE		
TRIBU CERATININI		
Ceratina, Allodape, y otros; incluyendo principalmente a las abejas alodapinas	Universales. Todos los géneros, excepto *Ceratina* y *Manuelia,* se restringen a los trópicos y a las zonas meridionales templadas del Viejo Mundo, constituyendo un grupo denominado abejas alodapinas. *Eucondylops, Inquilina* y *Nasutapis* son parásitas sociales sobre otras alodapinas. *Halterapis* y las dos no alodapinas son solitarias; las restantes alodapinas son subsociales o primitivamente eusociales. Véase el relato de otra parte de este capítulo.	Skaife (1953), Sakagami (1960), Michener (1961a, 1962, 1966d, 1971, 1974)
TRIBU XYLOCOPINI		
Xylocopa y otros: abejas carpinteras y otras	Regiones del mundo, tropicales y templadas. Solitarias, con un comportamiento ocasional quasisocial en unas pocas especies.	Michener (1974)
FAMILIA APIDAE		
SUBFAMILIA BOMBINAE		
TRIBU EUGLOSSINI		
Euglossa, Eulaema, Euplusia, y otros: abejas órquidas	Trópicos del Nuevo Mundo. Las especies, muchas de las cuales son grandes y de una coloración metálica, son solitarias, comunales o quasisociales. En las formas quasisociales, raras veces hay más de 20 hembras en un nido, y por lo común, menos de 10.	Dodson (1966), Roberts y Dodson (1967), Zucchi y col. (1969), Michener (1974)
TRIBU BOMBINI		
Bombus, Psithyrus: abejorros	Primariamente en las zonas templadas del norte; en su mayoría adaptadas al frío. Las especies de *Bombus* son casi todas primitivamente eusociales; las de *Psithyrus* son parásitos sociales de *Bombus.* Véase el relato de otra parte de este capítulo.	Sladen (1912), Plath (1934), Free y Butler (1959), Sakagami y Zucchi (1965), Michener (1974)

Tabla 20-2 *(continuación)*

Grupo taxonómico	Historia natural y comportamiento social	Referencias
SUBFAMILIA APINAE TRIBU MELIPONINI *Melipona, Dactylurina, Lestrimelitta, Meliponula,* y *Trigona:* abejas sin aguijón o abejas melíferas sin aguijón	Trópicos de todo el mundo; especialmente abundante y diversa en el Nuevo Mundo. Todas las especies son perennes y altamente sociales, fuertes diferencias entre la reina y la casta de las obreras, colonias muy grandes (conteniendo ocasionalmente cientos o miles de individuos), nidos complejos que varían en cuanto a arquitectura de una a otra especie, y elaborados sistemas de comunicación química y auditiva. No se conocen parásitos sociales, pero las especies de *Lestrimelitta* roban los almacenes de comida de otras meliponinas.	Schwarz (1948), Michener (1961b, 1974), Kerr y col. (1967), Nogueira-Neto (1970a, b), Sakagami (1971), Wille y Michener (1973)
TRIBU APINI *Apis*. Cuatro especies: la abeja de colmena oriental *A. cerana*, la melífera gigante *A. dorsata*, *A. florea* y la abeja melífera común o abeja de colmena occidental *A. mellifera:* abejas melíferas auténticas o con aguijón	Originalmente restringidas a Europa, Asia y África, pero *A. mellifera* ha sido esparcida por todo el mundo por el ser humano. Las cuatro especies son altamente sociales, con fuertes diferencias entre reinas y obreras, con colonias que llegan a decenas de miles de miembros, elaborada arquitectura del nido y avanzadas formas de comunicación, incluyendo la danza contoneada. Véase el relato de otra parte de este capítulo.	Von Frisch (1954, 1967), Lindauer (1961), Chauvin, ed. (1968), Morse y Laigo (1969), Michener (1973, 1974)
ORDEN ISOPTERA (termes)		
FAMILIA MASTOTERMITIDAE *Mastotermes*	Australia; también fósiles europeos y norteamericanos del Eoceno y finales del Terciario. *M. darwiniensis*, la única especie superviviente, es con mucho el terme viviente más primitivo. Véase también el relato en otra parte de este capítulo.	Gay y Calaby (1970)
FAMILIA KALOTERMITIDAE *Kalotermes, Calcaritermes, Cryptotermes, Glyptotermes, Neotermes, Rugitermes,* y otros: termes de la madera seca	Universales. Relativamente primitivas desde los puntos de vista de comportamiento y morfológico. Se denominan termes de la madera seca debido a que las colonias usualmente anidan de forma primaria en la madera, sin conexiones en el suelo. Los nidos consisten en galerías excavadas mal definidas. Las ninfas son activas en el trabajo de la colonia; en etapas posteriores, llegan a ser seudo-obreras, capaces de transformarse en soldados o castas reproductoras. En al menos 8 ocasiones, los soldados han desarrollado cabezas en forma de tapón con las que bloquean las entradas al nido. Véase el relato de otra parte de este capítulo.	Emerson (1969), Bess (1970), Krishna (1970), Weesner (1970)
FAMILIA HODOTERMITIDAE SUBFAMILIA HODOTERMITINAE *Hodotermes, Microhodotermes, Anacanthotermes:* termes cosechadoras	Primariamente africanas, pero extendidas hacia el Medio Oriente y Asia tropical. Especies grandes y relativamente primitivas que forman populosas colonias en el suelo. Las obreras de ojos grandes buscan comida por encima del suelo en forma de hierba y semillas, que se almacenan en cámaras especiales del nido.	Bouillon (1970), Roonwal (1970), Lee y Wood (1971), Watson y col. (1972)
SUBFAMILIA CRETATERMITINAE *Cretatermes*	Descrita a partir de un fósil del Cretácico medio hallado en el Labrador, hace alrededor de 100 millones de años. El terme más antiguo conocido, y con las hormigas fósiles de la subfamilia Sphecomyrminae, uno de los insectos sociales más antiguos conocidos.	Emerson (1967)
SUBFAMILIA TERMOPSINAE *Termopsis, Archotermopsis, Hodotermopsis, Porotermes, Zootermopsis:* termes de la madera húmeda	Zonas cálidas y templadas de Europa, Asia y Norteamérica. Las formas inmaduras consisten primordialmente en falsas obreras plenamente involucradas en el trabajo de la colonia, y capaces de transformarse en soldados y castas reproductoras. El nido consiste en galerías mal definidas excavadas en la madera húmeda y en putrefacción.	Castle (1934), Krishna (1970), Stuart (1970), Weesner (1970), Lee y Wood (1971)

Tabla 20-2 *(continuación)*

Grupo taxonómico	Historia natural y comportamiento social	Referencias
FAMILIA RHINOTERMITIDAE *Rhinotermes, Coptotermes, Heterotermes, Psammotermes, Reticulitermes, Schedorhinotermes,* y otros	Universales. Gran conjunto de géneros y especies, intermedias en cuanto a morfologia, desarrollo de castas y comportamiento social entre los termes más primitivos (Mastotermitidae, Kalotermitidae) y los termes "superiores" (Termitidae). Las especies son ecológicamente muy diversas. *Reticulitermes* se distribuye muy al norte de Norteamérica y Europa, formando en ocasiones colonias grandes y difusas en la madera muerta, a veces con castas tanto primaria como suplementariamente reproductivas. *Psammotermes* de África y Arabia penetra en los desiertos áridos, alimentándose de excrementos animales y madera seca. Al menos algunos miembros de *Rhinotermes,* un género neotropical, anidan en una amplia variedad de lugares en los bosques lluviosos. En Australia, las colonias de algunas especies de *Coptotermes* contienen más de un millón de miembros, que construyen grandes montículos (los únicos rinotermítidos que los hacen), constituyendo serias plagas para los bosques, atacando incluso a los árboles vivos. La especie asiática *C. formosanus* se ha extendido accidentalmente por el hombre a muchas partes del mundo, donde es destructiva para los edificios, postes de utilidad y otras estructuras de madera.	Araujo (1970), Bess (1970), Gay y Calaby (1970), Harris (1970), Weesner (1970), Emerson (1971)
FAMILIA SERRITERMITIDAE *Serritermes*	La única especie conocida es *S. serrifer,* que se da en las paredes de los nidos de *Cornitermes* en Brasil.	Araujo (1970)
FAMILIA TERMITIDAE *Termes, Ahamitermes, Acanthotermes, Amitermes, Armitermes, Capritermes, Cornitermes, Cubitermes, Drepanotermes, Labiotermes, Macrotermes, Nasutitermes, Ophiotermes, Pericapritermes, Rhynchotermes, Syntermes* y muchos otros: termes superiores	Universales: Conjunto extremadamente extenso, evolutivo y avanzado que constituye el 75 % de las especies conocidas de termes. La morfología de los soldados es extremadamente diversa, sirviendo como base para una clasificación más práctica y estudios filogenéticos por parte de los taxónomos. Los tipos extremos incluyen a los soldados nasutos (como en *Nasutitermes*), que disparan gotas de líquido repelente por órganos en forma de tubo de la cabeza; los soldados (como en *Pericapritermes*) que separan sus mandíbulas con violenta fuerza, como el entrechocar de los dedos; y otras. Las especies de termítidos también son notables por la extensión de su radiación ecológica. Aparte de los tipos adaptativos más «convencionales», hay cultivadores especializados (*Nacrotermes* y otros miembros de la subfamilia Macrotermitinae); especies de *Ahamitermes, Incolitermes* y *Termes,* que sólo viven en las paredes de los nidos de los termes huésped. Véase el relato en otras partes de este capítulo.	Araujo (1970), Bouillon (1970), Krishna y Weesner, eds. (1969, 1970), Roonwal (1970), Ruelle (1970), Lee y Wood (1971), Maschwitz y col. (1972), Sands (1972)

mentarios», que son individuos fértiles pero no alados de ambos sexos que se desarrollan en colonias cuando los reproductores primarios han sido eliminados. La incidencia casi universal de estas castas sustitutorias dota a las colonias de termes de un grado de elasticidad que conduce, en casos extremos, a una inmortalidad potencial raras veces encontrada en las hormigas y en otros himenópteros sociales.

La casta encuentra una amplia gama de expresión entre las especies sociales de avispas y abejas. En las abejas halictinas primitivamente eusociales, surge como una mera diferencia psicológica entre adultos similares desde un punto de vista morfológico, pero prosigue hasta incluir en algunas especies, diversas y espectaculares formas de dimorfismo reina-obrera. En la especie *Apis mellifera,* hay grandes diferencias morfológicas y fisiológicas entre reinas y obreras, y la casta de los individuos se ve determinada por una compleja interacción entre el comportamiento mediado por feromonas por parte de las obreras nodrizas, y dietas especiales suministradas a las larvas. A continuación, al menos un grupo de especies de abejas sin aguijón, las pertenecientes al género *Melipona,* ha superimpuesto un control genético de la casta según el mecanismo fisiológico convencional empleado por grupos relacionados. La mayor parte de estos avances filogenéticos, siendo la invención del control genético la excepción más notable, han sido paralelos en la evolución de las avispas sociales. Abejas y avispas sociales difieren de hormigas y termes en un aspecto

primordial: por alguna razón, ninguna de ellas ha desarrollado subcastas bien definidas de obreras. Es cierto que las especies con colonias muy grandes muestran una división del trabajo comparable a la de las hormigas y termes más avanzados. Pero donde la división en estos últimos insectos está basada en parte en subcastas físicas, y en parte en un polietismo temporal y programado, en abejas y avispas está basado casi por completo en un polietismo temporal.

Pueden reconocerse otras tendencias evolutivas en abejas y avispas. A medida que el tamaño de la colonia ha aumentado en el transcurso de la evolución, las diferencias entre las castas de las reinas y de las obreras se han exagerado, han desaparecido las formas intermedias y el comportamiento de la reina ha llegado a ser cada vez más especializado y parásito. El último estadio es el alcanzado por las abejas sin aguijón y las melíferas, cuyas reinas nunca intentan iniciar colonias por sí mismas y están reducidas al estado de máquinas ovipositoras. En correlación con esta tendencia se ha producido una sutil variación en la estructura de la fuerza de la colonia. Entre los grupos primitivamente sociales, particularmente en las abejas halictinas, los abejorros y las avispas polistinas primitivas, la reina mantiene una posición dominante gracias al comportamiento agresivo hacia sus hermanas, hijas y sobrinas. En las especies más complejas desde un punto de vista social, el control reproductivo es ejercido a través de feromonas inhibidoras.

Aunque las subcastas morfológicas estén tan débilmente desarrolladas en abejas y avispas que casi no existen, en comparación con las de hormigas y termes, se dan efectos de tamaño. Los miembros mayores de una colonia dada tienden a buscar más alimento, mientras que los menores tienden a dedicarse al cuidado de la descendencia y al trabajo en el nido. En las abejas melíferas, cuanto mayor sea un individuo más rápidamente pasa a través de estados ontogénicos de comportamiento normales, terminando en un período dedicado en especial a la recolección de alimento. En el transcurso de la evolución hacia niveles más altos de eusociabilidad, se ha dado una tendencia a producir incluso formas más elaboradas de división temporal del trabajo, siendo los casos más extremos otra vez los de las abejas melíferas y sin aguijón. Este polietismo temporal, como el de las hormigas y termes, es típicamente una secuencia que va desde el trabajo en el nido y el cuidado de la descendencia, hasta la búsqueda de alimento. Que yo sepa, sólo hay información acerca de una excepción, que es la de la avispa cartonera japonesa *Polistes fadwigae*, en que un polietismo muy débil sigue la secuencia opuesta.

Las formas mediante las que se comunican los insectos son impresionantemente diversas. Incluyen golpes con las patas, estridulaciones, caricias, apresamientos, contactos antenales, degustaciones y bocanadas y regueros de sustancias químicas que evocan diversas respuestas, desde el simple reconocimiento, hasta el reclutamiento y la alarma. Debemos añadir aquí, en esta lista, otros efectos a menudo sutiles y a veces extraños: el intercambio de feromonas en el alimento líquido que inhiben el desarrollo de las castas, la petición e intercambio de huevos «tróficos» especiales que sólo existen para ser devorados, la aceleración o inhibición de la ejecución del trabajo por la presencia de otros miembros próximos de la colonia, diversas formas de relaciones de dominación y sumisión, ejecución programada y canibalismo, y aún otros.

Tres generalizaciones pueden servir para aumentar las perspectivas sobre el tema. La primera es que la mayoría de sistemas de comunicación en los insectos sociales parecen estar basados en señales químicas. Las señales visuales conocidas son simples y espaciadas. En algunos grupos, especialmente termes y hormigas subterráneas, no juegan ningún papel en la vida cotidiana de la colonia. Los sonidos producidos en el aire sólo son débilmente percibidos por los insectos sociales, y no se han implicado definitivamente en ningún sistema de comunicación importante. Muchas especies, sin embargo, son extremadamente sensibles a los sonidos transportados por el sustrato, pero evidentemente sólo los emplean de una forma limitada, principalmente durante los encuentros agresivos y las señales de alarma. Las señales sonoras moduladas parecen tener un papel en el reclutamiento, en las avanzadas abejas sin aguijón del género *Melipona* y en las abejas melíferas, que las han incorporado a la danza contoneada. El contacto físico es universalmente empleado por las colonias de insectos, pero con la posible excepción del control de la dominación y de la trofalaxia en las avispas vespinas, no ha sido moldeado como un sistema parecido al Morse, capaz de transmitir cantidades de información más elevadas.

En contraste, las señales químicas, que evocan olores o descubrimientos olfativos, han sido implicadas en casi todas las categorías de comunicación. En 1958 sugerí que la separación de tales sustancias por disección de sus fuentes glandulares, podría proporcionar los medios para analizar muchas partes del comportamiento social que previamente parecían intratables: «El complejo comportamiento social de las hormigas parece estar mediado en gran parte por los quimiorreceptores. Si puede suponerse que el comportamiento 'instintivo' de estos insectos está organizado de forma similar a la demostrada por los invertebrados mejor conocidos, una hipótesis útil podría ser la de que existen una serie de desencadenadores de la conducta, en este caso sustancias químicas evacuadas por las hormigas individuales, que evocan respuestas específicas en otros miembros de la misma especie. Es también útil con propósitos de investigación, el suponer que los desencadenadores están producidos, al menos en parte, como secreciones glandulares, y tienden a acumularse y almacenarse en reservorios glandulares» (Wilson, 1958d). Con cada mejora en el microanálisis orgánico, que permite la separación y el bioensayo de sustancias de secreción, se han añadido nuevas pruebas que apoyan esta conjetura. Las feromonas, como fueron denominados por primera vez los desencadenadores químicos por Karlson y Butenandt (1959), pueden clasificarse como olfativas u orales, de acuerdo con el punto de recepción. También, sus diversas acciones pueden distinguirse como de efectos desencadenadores, que comprenden al clásico estímulo-respuesta mediado por

completo por el sistema nervioso (siendo pues el estímulo, por definición, un «desencadenador» químico en la terminología de los estudiosos del comportamiento animal), o de efectos primarios, donde los sistemas endocrino y reproductor se ven fisiológicamente alterados. En el último caso, el cuerpo se ve en cierto sentido «instruido» para una nueva actividad biológica, y responde después con un repertorio de comportamiento alterado al enfrentarse con los estímulos apropiados. Los ejemplos de feromonas desencadenadoras incluyen a las sustancias de alarma y de pista de las obreras, y las esencias atractivas de las reinas, mientras que las feromonas primarias mejor conocidas incluyen a las sustancias segregadas por los termes reinas y machos, los cuales inhiben el desarrollo de las ninfas hacia sus propias castas. Una feromona puede tener un efecto tanto liberador como primario: el ácido 9-queto-decenoico, la principal «sustancia regia» producida por las reinas de la abeja melífera, atrae a los machos e inhibe la construcción de celdillas reales por parte de las obreras (efecto desencadenador); también inhibe el desarrollo ovárico en las obreras (efecto primario). La acumulación de pruebas corrientes indica que las feromonas juegan un papel central en la organización de las sociedades de insectos.

La segunda generalización es que la mayoría de sistemas de comunicación, tienen sus paralelos en los modelos de comportamiento ya presentes en una u otra forma, en los insectos solitarios y presociales. La construcción del nido es un caso puntero. Las hormigas, termes y avispas sociales primitivas, construyen nidos que son escasamente más complicados que los de muchos de sus parientes solitarios. Los nidos de las abejas primitivamente sociales son con frecuencia más simples que aquellos de sus parientes solitarios. La elaboración de la estructura del nido se produjo en ciertas líneas filéticas, después de que se alcanzara el estado eusocial, pudiendo seguirse su evolución con facilidad. Las jerarquías de dominación, que juegan un papel fundamental en las sociedades de abejorros y avispas, tienen un precedente en el comportamiento territorial de muchas especies de insectos solitarios, incluyendo al menos a unos pocos himenópteros. El elaborado cuidado de la descendencia, un contraste de la sociabilidad más elevada, tiene un precursor en la progresiva alimentación larvaria de multitud de especies subsociales pertenecientes a diversos órdenes. Las sustancias de alarma son, en muchos casos, simples secreciones defensivas modificadas, y las sustancias de pista tienen su paralelo en las manchas olorosas utilizadas para marcar las vías de vuelo nupcial, en los machos de algunos himenópteros solitarios. Michener, Brothers y Kamm (1971) han llegado a la conclusión de que, en las abejas halictinas primitivamente sociales, «Los mecanismos de integración social (que desembocan en la división del trabajo y la diferenciación de castas) parecen involucrar en su mayoría rasgos de comportamiento de los antepasados solitarios, y resultados accidentales de la ocupación de nidos». Incluso los elementos de la danza contoneada en la abeja melífera, la distancia cima de la evolución social de los insectos a los ojos de muchos biólogos, tiene sus precursores: el comportamiento cabeceante modulado de los lepidópteros saturníidos, que varían su duración de acuerdo con la longitud del vuelo que se acaba de realizar, y que se parece a la carrera en línea recta de la danza de las abejas; las «danzas» orientadas de las moscas hambrientas de la especie *Phormia regina,* después de habérseles proporcionado una gotita de agua azucarada; y la habilidad de algunos insectos solitarios para cambiar la orientación luminosa por otra gravitatoria, al situarse sobre superficies oscuras verticales.

Esto nos lleva finalmente a la tercera generalización sobre la comunicación en las sociedades de insectos. Las notables cualidades de la vida social, son fenómenos masivos que surgen de la integración de modelos individuales más simples por medio de la comunicación. Si ésta, en sí misma, se trata primero como un fenómeno discreto, todo el tema puede analizarse con una presteza mucho mayor. Hasta la fecha, se ha creído conveniente reconocer nueve categorías de respuestas en los insectos sociales, que pueden verse en la lista siguiente:

1. Alarma
2. Atracción simple (atracción múltiple = «reunión»)
3. Reclutamiento, como hacia una nueva fuente de alimentos o un lugar de anidamiento
4. Aseo, incluyendo la ayuda en la muda
5. Trofalaxia (intercambio de líquido oral y anal)
6. Intercambio de partículas sólidas de alimento
7. Efecto de grupo: ya sea incrementando una actividad dada (facilitación) o inhibiéndola
8. Reconocimiento, tanto de los compañeros de nido como de los miembros de castas determinadas
9. Determinación de la casta, ya sea por inhibición o por estimulación

La mayor parte de estas categorías se han examinado en algún punto del presente libro (véanse especialmente los capítulos 3 y 8-10), así como en las monografías citadas antes.

LAS FUERZAS MOTRICES DE LA EVOLUCIÓN SOCIAL SUPERIOR EN LOS INSECTOS

El hecho simple más notable concerniente a la eusociabilidad en los insectos, está casi monopolizado por el orden Hymenoptera. La eusociabilidad ha surgido por lo menos 11 veces dentro de este orden: al menos dos en las avispas, con más exactitud una en los véspidos estenogastrinos y otra en los vespinos-polibiinos, y probablemente una tercera en el género de esfécidos *Microstigmus;* 8 o más veces en las abejas; y al menos una, o quizás dos, en las hormigas. Incluso a lo largo de todos los Arthropoda restantes, se conoce una auténtica sociabilidad originada en sólo otro grupo viviente, que es el de los termes. Esta dominación de la condición social en los Hymenoptera no puede ser una coincidencia. A través de por lo menos el Cenozoico, menos del 20 % de todas las especies de insectos pertenecían a este orden. Además, la eusociabilidad

está limitada en los Hymenoptera a las avispas aculeadas y a sus descendientes inmediatos, las hormigas y las abejas, que juntos constituyen un número no superior a 50 000 especies que se calcula viven en la actualidad, o quizás el 6 % del número total de especies de insectos del mundo. Esta anonadante desviación filogenética es la guía más importante que debemos seguir en la búsqueda de las fuerzas motrices de la evolución social superior.

La tendencia de los Hymenoptera aculeados a desarrollar especies eusociales, probablemente pueda adscribirse en parte, a sus partes bucales masticadoras, lo que les capacita muy bien para la manipulación de objetos, o para la inclinación de las hembras de los aculeados a construir nidos a los que vuelven repetidamente, o para las frecuentes relaciones entre madre e hijos. Estos, y quizás algunos otros rasgos biológicos, precondicionen la evolución de la eusociabilidad. Pero son compartidos por completo por otros muchos grupos de artrópodos, ricos en especies, incluyendo a las arañas, tijeretas, saltamontes y escarabajos, ninguno de los cuales, a excepción de las cucarachas, que dieron origen a los termes, alcanzaron una sociabilidad plena. El tiempo, y de nuevo las líneas filéticas, han presionado sobre la mayor parte del camino hacia la eusociabilidad, en algunos casos hasta el umbral, deteniéndose entonces inexplicablemente.

En el momento presente, la clave del éxito en los Hymenoptera parece ser la haplodiploidía o sistema de determinación del sexo por el cual, los huevos no fertilizados típicamente se convierten en machos (por tanto, haploides), y los fecundados en hembras (y por tanto, diploides). La haplodiploidía es una característica de los Hymenoptera compartida por sólo unos pocos grupos de otros artrópodos (ciertos ácaros, tripsidos y mosquillas blancas; cochinillas; y los coleópteros *Micromalthus, Xylosandrus* y, quizás, *Xyleborus*). Dos autores han sugerido independientemente una conexión entre la haplodiploidía y la frecuente incidencia de la eusociabilidad. Richards (1965) sugirió que el control mediante la haplodiploidía garantiza a la hembra, mediante el sexo de su propia descendencia, un camino más fácil hacia la organización colonial. Esto es indiscutiblemente cierto. El aplazamiento de la producción de machos hasta las postrimerías de la estación, simplemente haciendo pasar esperma por el conducto espermático para que encuentre a todos los huevos, es una característica de la sociabilidad avanzada, por ejemplo, en las abejas halíctidas anuales (Knerer y Plateaux-Quénu, 1967b). Al mismo tiempo, no es una característica de muchos otros Halictidae primitivamente sociales, sino de los eusociales. En otras palabras, el control del sexo por parte de la madre es un rasgo general en la evolución social superior, pero no un requisito previo a la consecución de una sociabilidad plena.

Hamilton (1964) creó una audaz teoría genética acerca del origen de la sociabilidad, que asigna un papel central completamente distinto a la haplodiploidía. Partiendo de los axiomas tradicionales en genética de poblaciones, dedujo primero el siguiente principio que se aplica a cualquier genotipo: en orden a que evolucione un rasgo altruista, el sacrificio de la eficacia por parte de un individuo debe verse compensado por un aumento de la eficacia en algún grupo de parientes, según un factor superior al recíproco del coeficiente de relación (r) con aquel grupo. Como se explicó en el capítulo 4, el coeficiente de relación (también denominado grado de parentesco) es el equivalente a una fracción media de genes compartidos por descendencia común; así pues, entre hermanas es de $\frac{1}{2}$; entre medias hermanas, de $\frac{1}{4}$; entre primas primeras, de $\frac{1}{8}$, y así sucesivamente. El ejemplo siguiente debería hacer la relación intuitivamente clara: si un individuo sacrifica su vida, o es esterilizado por algún rasgo heredado, para que este rasgo se fije en el transcurso de la evolución debe causar que la tasa reproductora de las hermanas, sea superior al doble, o que la de medias hermanas sea superior al cuádruplo, y así sucesivamente. Los efectos totales del individuo sobre su propia aptitud y sobre la de todos sus parientes, medidos por el grado de relación con los parientes, se denomina «aptitud inclusiva». Esta medida puede considerarse como equivalente a la clásica de la aptitud, cuyos efectos sobre los parientes no deben tenerse en cuenta. El teorema de Hamilton sobre el altruismo consiste meramente en una nueva formulación del axioma básico que dice que, la frecuencia de los genotipos aumenta si sus aptitudes relativas son mayores.

A continuación, Hamilton apuntó que, debido al sistema haplodiploide de determinación del sexo en los Hymenoptera, el coeficiente de relación entre hermanas es de $\frac{3}{4}$, mientras que entre una madre y su hija sigue siendo de $\frac{1}{2}$. Este es el motivo por el que las hermanas comparten todos los genes que reciben de su padre (desde el preciso instante en que éste sea homozigótico), y comparten, por término medio, la mitad de los genes que reciben de la madre. Cada hermana recibe del padre la mitad de todos sus genes, y la mitad de los de la madre, por lo que la fracción media de genes compartidos por descendencia común entre dos hermanas es igual a

$$\left(1 \times \frac{1}{2}\right) + \left(\frac{1}{2} \times \frac{1}{2}\right) = \frac{3}{4}$$

No obstante, en casos en que la madre vive hasta la eclosión de su descendencia femenina, ésta puede incrementar más su aptitud inclusiva debido a los cuidados de sus hermanas jóvenes, que por una cantidad igual de cuidados proporcionados a su propia descendencia. En otras palabras, las especies de los himenópteros tienden a llegar a ser sociales, permaneciendo constante todo lo demás.

Este extraño cálculo, cuando se extiende a otros familiares (véase la tabla 20-3), conduce a conclusiones incluso más raras. Consideremos, por ejemplo, la predicción de que los machos debieran ser más consistentemente egoístas que las hembras, hacia todos los demás miembros de la colonia. Esto es lo esperado, pues bajo todas las condiciones, menos en una completa dominación regia de las obreras, el éxito reproductor esperado de un macho es superior al de una hembra de tamaño

Tabla 20-3

Grados de relación (r) *entre familiares próximos en los grupos de himenópteros. (De Trivers, 1975; modificación de Hamilton, 1964.)*

	Madre	Padre	Hermana	Hermano	Hijo	Hija	Sobrino o sobrina
Hembra	½	½	¾	¼	½	½	3/8
Macho	1	0	½	½	0	1	¼

similar (véase más adelante). Para que la selección favorezca el altruismo masculino, éste debería conferir beneficios superiores que un altruismo similar por parte de una hembra, lo que constituye una situación improbable. No sólo se da esta predicción en la naturaleza; su cumplimiento parece explicable sólo gracias a esta particular teoría. El egoísmo del comportamiento masculino es muy conocido, pero nunca había sido adecuadamente explicado con anterioridad; en nuestro idioma, la palabra «zángano» ha venido a designar a una persona gandula y parásita. No sólo los machos de los himenópteros no contribuyen virtualmente en nada al trabajo de la colonia, sino que también son altamente competitivos en la petición de alimento a los miembros femeninos de la colonia, y llegan a ser muy agresivos cuando luchan con otros machos por el acceso a las hembras, durante los vuelos nupciales. La naturaleza ha proporcionado incluso un experimento de control: los termes no son haplodiploides y han igualado a los himenópteros en cuanto a evolución social, por distintas razones que serán discutidas más tarde. De acuerdo con la teoría, los machos de los termes no deberían ser zánganos. Y no lo son. Los machos constituyen aproximadamente, la mitad de la fuerza obrera, contribuyen en igual medida al trabajo y son tan altruistas con los compañeros de nido como sus hermanas.

Una segunda predicción de la teoría que no es obvia es, que las obreras de las colonias de himenópteros deberían favorecer a sus propios hijos por encima de sus hermanos. En otras palabras, las obreras deberían depositar huevos no fertilizados y tratar de criarlos hasta la exclusión de los de la reina. Esta desviación proviene en parte del simple hecho de que las hembras están relacionadas con sus hijos en el grado de ½, pero con sus hermanos en un grado de sólo ¼. Esto se ve mejorado por las relaciones entre las obreras hermanas, de una forma que explicaremos brevemente. Aunque el resultado parezca raro, puede documentarse razonablemente bien. Los machos derivan, por lo común, de huevos depositados por las obreras, en los nidos de las abejas cartoneras (Yamanaka, 1928), abejorros (Ronaldo Zucchi, comunicación personal), abejas sin aguijón del género *Trigona* (Bieg, 1972) y hormigas de los géneros *Oecophylla* y *Myrmica* (Ledoux, 1950; Brian, 1968). El origen de los machos a partir de las obreras parece ser un fenómeno ampliamente extendido en los himenópteros sociales. Pero no es universal; en los géneros de hormigas *Pheidole* y *Solenopsis*, por ejemplo, los ovarios faltan por completo en la casta de las obreras.

Una prueba aún más detallada y rigurosa sobre la hipótesis de la selección familiar, puede realizarse examinando las asimetrías dentro del sistema haplodiploide (Trivers, 1975). La prueba puede hacerse objetiva comparándola con una hipótesis competidora. En particular Brothers y Michener (1974), así como Michener y Brothers (1974), han propuesto que el comportamiento eusocial en las abejas halíctidas evolucionó mediante un dominio satisfactorio y el control de algunas abejas hembras sobre las otras, en oposición a la sumisión «voluntaria» de las abejas dominadas debido a la selección familiar. Ellos han notado que las reinas de la abeja primitivamente eusocial *Lasioglossum zephyrum*, controlan a las otras hembras adultas con un par de comportamientos simples. Las otras hembras adultas son sistemáticamente empujadas, acto que parece ser de naturaleza agresiva y que puede tener el efecto de inhibir el desarrollo ovárico. Los individuos más frecuentemente empujados son los que tienen los ovarios mayores, siendo por tanto los rivales potenciales más peligrosos para las reinas. Los empujones son seguidos de un retroceso, durante el que la empujadora se retira hacia el interior de las galerías intentando que la otra abeja la siga. El efecto es el de llevarla hasta las proximidades de las celdillas de crianza, donde pueda ayudar a la construcción y al aprovisionamiento de las celdillas utilizadas por las reinas. Las abejas que las siguen más son aquellas que presentan los menores ovarios. No es difícil de imaginar, al igual que Michener y Brothers, que las castas estériles pueden evolucionar si surgen ciertos genotipos que sean muy poderosos en el control de los compañeros de nido. Alexander (1974) ha abogado independientemente por la influencia de la explotación, especialmente de la de los progenitores sobre la descendencia, como un factor general en la evolución social de los insectos.

Trivers ha demostrado cómo hay que proceder a una discriminación entre las hipótesis del parentesco y de la explotación, haciendo uso de las asimetrías en el sistema haplodiploide. De acuerdo con la hipótesis de la explotación, podemos esperar que una reina ejerciendo un completo control de la colonia, produzca un peso seco igual de hembras reproductoras (nuevas reinas vírgenes) que de machos. Esto estaría de acuerdo con el modelo original de Fisher que predice una tasa beneficio/costo máxima, cuando las inversiones energéticas de ambos sexos sean iguales, es decir, cuando el peso seco de las reinas producidas sea igual al de los machos (véase el capítulo 15). Por otra parte, la selección familiar en los sistemas haplodi-

ploides conducirá a fuertes desviaciones de la tasa 1:1. Son posibles dos circunstancias que involucren a la selección familiar:

1. *Negando la reina la producción de machos.* Si una obrera es capaz de ayudar a su madre en la crianza de las hijas de la reina (y sus propias hermanas), pero deposita huevos no fertilizados y tiene éxito en que la colonia experimente un aumento por parte sólo de sus hijos, está traficando con una r media para su propia descendencia de $^1/_2$, por una de $^5/_8$ hacia las hermanas e hijos (con un promedio de $^3/_4$ y $^1/_2$). Si las otras obreras colaboran con la ovipositora, criarán hermanas y sobrinos t traficarán con una r de su propia descendencia de $^1/_2$, para una media de $^9/_{16}$. Finalmente, la reina también gana con el arreglo, pues ahora tiene hijas y nietos con una r media de $^3/_8$; mientras que si las obreras dejaran el nido y tuvieran exclusivamente su propia descendencia, la reina sólo tendría nietas y nietos con una $r = {}^1/_4$. Sin embargo, el arreglo aún es inferior a aquel en que las obreras le dejan tener a todos los hijos e hijas. Si las obreras se las arreglan para producir a los machos, entonces la mayoría de hembras de la colonia, reinas y obreras no ovipositoras, preferirán invertir lo mismo en nuevas reinas y machos. Por ejemplo, la reina estará relacionada según una $r = {}^1/_2$ con las nuevas reinas (sus hijas), y según una $r = {}^1/_4$ con los machos (nietos vía obreras ovipositoras); pero un macho es, a su vez, dos veces tan valioso, por unidad de inversión, como una nueva reina, pues producirá hembras relacionadas según una $r = 1$ y machos (vía obreras ovipositoras) relacionados según una $r = {}^1/_2$, mientras que una nueva reina producirá (al igual que su madre) hembras relacionadas según una $r = {}^1/_2$ y nietos relacionados según una $r = {}^1/_4$. Las obreras no ovipositoras también prefieren una inversión igual: están relacionadas con las nuevas reinas según $^3/_4$, y con los machos según $^3/_8$, pero como se acaba de mostrar, un macho tiene dos veces el valor, por unidad de inversión, de una nueva reina. Cuando las obreras ovipositoras sólo producen algunos de los machos, la situación es complicada, pero Trivers (1975) ha demostrado que la reina aún prefiere una inversión casi idéntica, mientras que las obreras no ovipositoras empiezan a preferir una inversión superior en las hembras. Cuantos más machos provengan de la reina, más agudo será el conflicto sobre la tasa de inversión.

2. *Permitiendo que la reina produzca machos, pero controlando la tasa por otras vías.* Incluso si se deja que la reina sea la madre de todos los machos, las obreras aún pueden ajustar la tasa a un óptimo, en oposición con el óptimo de la reina. Los métodos a su disposición son una destrucción diferencial de acuerdo con el sexo de los huevos, larvas y pupas. Ya existen evidencias de que la tasa de crecimiento de la colonia, en las hormigas del género *Leptothorax* al menos, está determinada casi por completo por las obreras, y no por las reinas (véase a Wilson, 1974d). En caso de que la reina deposite todos los huevos, las obreras trafican con una $r = {}^1/_4$, por una $r = {}^3/_4$ si invierten en una hermana en lugar de un hermano. La tasa de equilibrio debería ser de 3:1 a favor de las reinas (hermanas) en oposición de los machos (hermanos), desde el preciso instante en que el éxito reproductor de éstos será tres veces superior al de las reinas en una base por gramo, equilibrando la inversión inicial de un tercio.

En resumen, la hipótesis de la selección familiar predice que, en la medida en que las obreras controlen la reproducción de la colonia —podría decirse incluso en la medida en que «exploten» a la reina— la tasa de inversión caerá entre 1:1 y 3:1 en favor de la producción de la reina. Si la reina madre es la que controla, o sea, la que «explota» a las obreras, la tasa sería la usual de Fisher de 1:1. Para diversas especies de hormigas medidas hasta la fecha, la tasa es significativamente superior a 1:1, y en muchos casos, se acerca mucho a 3:1 (Trivers, 1975).

El notable resultado de Trivers parece confirmar la operación de la selección familiar en las hormigas como fuerza controladora, en oposición a la selección individual, que conduce al dominio y explotación por parte de la reina. No es necesario decir que ambos procedimientos podrían operar de forma concebible, y de hecho, la existencia de sistemas de dominación en abejas y avispas primitivamente sociales, deja abierta la posibilidad de que la explotación de los individuos seleccionados juegue un papel. Pero, ¿hasta qué punto el comportamiento de «dominación» representa realmente un control, en especies tales como *Lasioglossum zephyrum*? El comportamiento podría simplemente formar parte del sistema de comunicación por el que los animales con distintas capacidades aceptan los papeles más apropiados, es decir, los papeles que hacen que la eficacia personal sea máxima. Lin y Michener (1972) anticiparon de hecho un arreglo semejante en la evolución de *Lasioglossum* y otros himenópteros sociales. Consideran que el primer papel de las obreras no es necesariamente altruista ni siquiera basado en la selección familiar. Una hembra auxiliar puede ganar cierta cantidad de eficacia personal, depositando huevos subrepticiamente; también puede prepararse para asumir las funciones de principal ovipositora, en el caso de que la reina muera o se marche. En un ambiente en el que existen pocas posibilidades de iniciar nuevos nidos, tal compromiso podría rendir un superior número medio de descendientes que los intentos de avance en solitario. Este tipo de comportamiento cooperativo puede evolucionar de forma concebible, en ausencia de selección familiar.

Ya al final del análisis, incluso después de que los parámetros de explotación y compromiso se hayan añadido a la ecuación, no hay nada, excepto la selección familiar, que pueda explicar la dominación estadística de la eusociabilidad por parte de los himenópteros. La selección familiar aún parece ser la fuerza que guiara a un grupo filético tras otro, a través del umbral de la eusociabilidad, y que permitiera tomar el mando a una selección a nivel de colonia.

Queda por apuntar el hecho de que, a pesar de la no haplodiploidía de los termes, éstos poseen un notable rasgo que puede proporcionar una pista hacia sus principios sociales: conjuntamente con las cucarachas criptocérquidas, estre-

chamente relacionadas, son los únicos insectos xilófagos que dependen de protozoos simbióticos intestinales. Como L. R. Cleveland (en Cleveland y col., 1934) fuera el primero en apuntar, los protozoos pasan de los individuos viejos a los jóvenes mediante alimentación anal, cosa que hace preciso, como mínimo, un bajo orden de comportamiento social. Cleveland postuló que las sociedades de termes se iniciaron como comunidades alimentarias ligadas por la necesidad de intercambio de protozoos y, en una secuencia que es la inversa de la evolución social de los himenópteros, sólo más tarde desarrollaron un cuidado social de la descendencia. No es teóricamente necesario para el origen de la eusociabilidad que los hermanos están íntimamente ligados por la familiaridad al estilo de los himenópteros. Williams (1957), en una extensión de la teoría de Wright sobre la selección de grupo (1945), demostraron que el comportamiento eusocial, incluida la formación de castas altruistas y estériles, puede desarrollarse en los insectos si la competencia entre grupos de hermanos es lo bastante intensa. La cuestión es que los termes han llevado esto muy lejos. El logro es notable, y los biólogos deberían seguir reflexionando sobre las condiciones que lo han hecho posible.

LAS AVISPAS SOCIALES

Aunque sólo se conocen alrededor de 725 especies de avispas auténticamente sociales (véase a Richards, 1971), el estudio de su comportamiento ha proporcionado repetidas veces resultados del mayor interés. Cuatro de los descubrimientos básicos en sociobiología de insectos control alimentario de la casta (P. Marchal, 1897), utilización de caracteres del comportamiento en estudios de taxonomía y filogenia (A. Ducke, 1910, 1914), trofalaxia (E. Roubaud, 1916) y comportamiento de dominación (G. Heldman, 1936a, b; L. Pardi, 1940)— se originaron en estudios sobre las avispas, o se basaron primariamente en ellos. Y lo que es más importante, las especies vivientes de avispas exhiben con el más claro detalle, los pasos finamente divididos que van desde la vida en solitario, hasta los avanzados estados eusociales (Wheeler, 1923; Evans, 1958; Evans y Eberhard, 1970).

El comportamiento eusocial en las avispas se limita casi por completo a la familia Vespidae. La única excepción conocida es una organización eusocial aparentemente primitiva, descubierta hace poco tiempo en el esfécido *Microstigmus comes* (Matthews, 1968). En orden a poner a éstos y a otros himenópteros sociales en perspectiva, consideremos la distribución filogenética que muestra la figura 20-1 de las siete superfamilias de los Hymenoptera aculeados. Los aculeados, como son familiarmente denominados por los entomólogos, incluyen a los insectos llamados «avispas» en sentido estricto. Las hormigas (Formicoidea) también están situadas en esta categoría filogenética, considerándose que provienen de la familia de avispas escolioides Tiphiidae, y las abejas (Apoidea), que se consideran

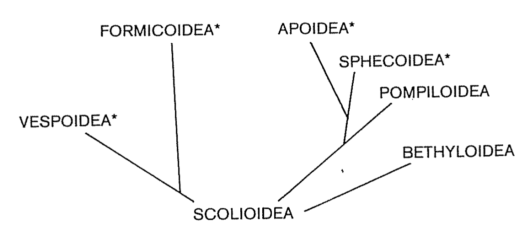


Figura 20-1

Evolución de los Hymenoptera aculeados, que incluye a las «avispas» en sentido estricto. El asterisco identifica las superfamilias en que se da un comportamiento eusocial, habiéndose desarrollado dos o más veces según los casos. Vespoidea y Sphecoidea son superfamilias de avispas, Formicoidea son las hormigas y Apoidea las abejas. (Modificación de Evans, 1958.)

descendientes de la superfamilia de avispas Sphecoidea. Los Vespoidea están formados por tres familias a saber: Masaridae, Eumenidae y Vespidae. Estas avispas se denominan a menudo Diploptera, debido a la gran capacidad de los adultos para plegar las alas longitudinalmente. Este rasgo no se presenta en las avispas estenogastrinas, ni en la gran mayoría de las Masaridae, pero su ausencia puede ser una característica derivada en lugar de una primitiva. Los vespoides se distinguen además de las otras avispas, por la forma en que las nerviaciones medias combinadas con el sector radial, se inclinan oblicuamente hacia adelante y hacia fuera de la porción basal del ala delantera. La mayoría también pueden reconocerse a simple vista por la presencia de una muesca en el margen interno de cada ojo.

Entre los véspidos más primitivamente eusociales se cuentan las avispas cartoneras del género *Polistes*. Varias de las 150 especies se encuentran a lo largo de todo el mundo, a excepción de Nueva Zelanda y las regiones polares, mientras que en Europa y Norteamérica, las colonias de *Polistes* superan a las de todas las restantes avispas sociales. *P. fuscatus*, la familiar avispa cartonera marrón de las zonas templadas de Norteamérica, ha sido tema de un excelente estudio por parte de Mary Jane West Eberhard (1969). Esta especie presenta un ciclo vital anual y cada colonia dura sólo una estación cálida. En las partes más frías de los Estados Unidos, los únicos individuos que invernan son las reinas. Después de ser inseminadas por los efímeros machos a finales del verano y el otoño, se refugian en lugares protegidos tales como los espacios situados entre las paredes internas y externas de las casas, y entre la corteza de los árboles. En primavera empiezan a desarrollarse los ovarios varias semanas antes de la iniciación del nido, y durante este tiempo las reinas se congregan a menudo en los lugares soleados. Cuando sus ovarios presumiblemente alcanzan un estado avanzado de desarrollo, las reinas empiezan

a establecerse solas en los viejos nidos y los futuros lugares donde anidarán, reaccionando agresivamente hacia las otras hembras que se aproximan.

Eberhard halló que los nidos de Michigan son usualmente iniciados por una sola hembra. De los 38 nidos observados durante mayo, cuando sólo contenían de una a diez celdillas, 37 estaban atendidos por una sola hembra. Sólo uno de los nidos contenía dos fundadoras al cabo de 24 horas de haberse iniciado. Sin embargo, para el tiempo de la primera descendencia a finales de junio, la mayoría de fundadoras se habían visto acompañadas de dos a seis auxiliares, o reinas que habían superado el invierno, pero por algún motivo no habían intentado iniciar su propio nido. Estas avispas, por lo común, están subordinadas en cuanto a status y a capacidad reproductora, a las fundadoras. Su subordinación se expresa en el comportamiento de forma abierta: las auxiliares asumen posturas de sumisión, emprenden vuelos en busca de alimento y regurgitan para las fundadoras dominantes, diferenciándose de éstas en la oviposición. Las fundadoras no sólo intentan evitar que sus asociados depositen huevos; también los devoran cuando ocasionalmente los deslizan hacia el interior de celdillas desocupadas. Con el tiempo, los ovarios de las subordinadas se atrofian. Experimentos de marcado han revelado que estas auxiliares prefieren asociarse con las fundadoras que sean sus hermanas. Pero se mueven con presteza de un nido a otro durante el período de fundación de la colonia, y algunas incluso intentan iniciar sus propios nidos mientras sirven como subordinadas en el establecimiento de otros.

A través del verano, y hacia el principio de la declinación de la colonia y su disolución a primeros de otoño, la población adulta crece con rapidez (figura 20-2). El desarrollo completo desde el huevo hasta el estado adulto, toma por término medio 48 días, por lo que pueden completarse tres secuencias de prole que se imbrican ampliamente en una estación. Al final del verano, pueden haberse criado 200 adultos o más en un solo nido, pero su mortalidad es consistentemente elevada, y sólo una fracción puede hallarse reunida en un momento determinado. Los primeros individuos que aparecen son todas obreras, o sea, hembras cuyas alas son en general menores de 14 milímetros de longitud, y cuyos ovarios no están desarrollados. Conjuntamente con la fundadora, y posiblemente con las auxiliares originales, construyen toda la población adulta hasta finales de julio. Realizan todo el trabajo de la colonia: buscan presas en forma de insectos, néctar y pulpa de madera para la construcción del nido, construyendo nuevas celdillas en los bordes del mismo, y cuidan de la descendencia y de los adultos que no trabajan. A principios de agosto, los machos y las «reinas» (hembras mayores capaces de invernar) empiezan a emerger; estas formas puramente reproductoras reemplazan a las obreras por completo durante el otoño. Son totalmente parásitas, y a medida que aumenta su número, ejercen una influencia disruptiva cada vez mayor en la vida de la colonia. Los machos son tratados de forma agresiva por las obreras, y durante el máximo de abundancia masculina a mediados de agosto, la persecución de machos es un rasgo notable del comportamiento en el nido.

Hacia mediados de agosto, los machos de *Polistes fuscatus* empiezan a abandonar los nidos y a enjambrar en grietas y en nidos viejos y abandonados. Más tarde, las hembras empiezan a incorporarse a estos grupos. El apareamiento tiene lugar en, o cerca de las estructuras soleadas, o en las cavidades destinadas a la invernación. Con la llegada del invierno, los machos mueren y las hembras inseminadas invernan en solitario esperando la llegada de la primavera y la renovación del ciclo de vida colonial.

El ciclo vital de *Polistes* ilustra una de las más importantes generalizaciones concernientes a la sociobiología de las abejas. Desde la época de von Ihering (1896) se ha observado repetidas veces que los nidos de las especies tropicales tienden a ser fundados por múltiples reinas, mientras que los de las especies de zonas templadas tienden a serlo por hembras únicas que invernan en soledad. El extremado desarrollo del primer tipo se observa en algunas de las Polybiinae tropicales, donde las nuevas colonias son iniciadas mediante enjambres de individuos morfológicamente similares, que abandonan los nidos antiguos más o menos al mismo tiempo. El extremado desarrollo del segundo tipo puede verse en las especies de Vespinae de zonas templadas, en las que las nuevas colonias siempre se inician en primavera, gracias a individuos únicos fecundados pertenecientes a la casta de las reinas, muy diversa desde un punto de vista morfológico. Una extensión de la generalización, pero que no forma parte esencial de ella, es que las colonias de las especies tropicales que forman enjambres, tienden a poseer múltiples reinas funcionales, mientras que las especies de zonas templadas sólo presentan una.

La monoginia primaria, merced a la cual sólo una reina inicia su propia colonia, es generalmente considerada como que ha evolucionado a partir de la poliginia primaria, en la que los grupos de reinas cooperan en la fundación de la colonia durante el proceso de enjambrazón. Tal y como diera a entender Wheeler (1923), semejante transición puede visualizarse fácilmente: «Podríamos decir, quizás que nuestras especies de *Vespa* y *Polistes* producen cada año un enjambre de hembras y obreras, pero que el advenimiento del frío destruye a las obreras menos resistentes, y permite que sólo las reinas dispersas sobrevivan e invernen hasta la siguiente estación». *Polistes* es de un interés especial debido a que sus especies revelan los pasos intermedios de su transición. La especie de zonas templadas *P. fuscatus*, con toda seguridad, es primariamente monogínica, pero la reina fundadora se reúne usualmente con otras al cabo de días, o incluso de horas, después de la iniciación del nido, por lo que el estado inicial es casi poligínico. Una aproximación incluso más cercana a la enjambrazón, es la practicada por *P. canadensis*, especie cuya zona de distribución va desde el sur de los Estados Unidos hasta Argentina, y que, a pesar de su nombre, es de origen tropical (Rau, 1933; Eberhard, 1969). En las Américas del Sur y Central, un nuevo nido es iniciado por una hembra que va directamente del nido viejo



Figura 20-2

Colonia de la avispa cartonera Polistes fuscatus *en Michigan. El nido, visto por debajo, consiste en una sola capa de celdas reproductoras construidas con fibras vegetales masticadas. Los adultos que se ven aquí son todos hembras; en su mayor parte o en su totalidad son obreras. Algunas muestran marcas coloreadas usadas por los investigadores como ayuda en el reconocimiento de los individuos. Nuevas celdas son añadidas en la periferia, con el resultado de que los miembros más jóvenes de la prole se localizan inicialmente en esta posición. Pueden observarse las cabezas y tórax de las larvas maduras, en las celdas superiores de la fotografía. Las pupas algo más viejas se localizan en las celdas selladas próximas al centro del panal. Finalmente, el centro es ocupado por celdas sin sellar de las que han emergido las obreras totalmente adultas. Ya se han depositado huevos en algunas de las celdas, iniciándose una nueva generación. (Fotografía cortesía de Mary Jane West Eberhard.)*

al nuevo, el primero de los cuales aún está ocupado por sus hermanas. A menudo, estas colonizadoras son obligadas a marcharse cuando luchan por una posición de dominación, contienda que es más abierta y llanamente desarrollada que en el caso de *P. fuscatus*. Igual que en el caso de *fuscatus*, sin embargo, la fundadora de *canadensis* es rápidamente acompañada por otros individuos. Después de luchar, una hembra toma la delantera, por lo que la colonia se hace funcionalmente monogínica. Desde el preciso instante en que las especies primitivas de *Polistes* son tropicales, parece claro que las de especies de zonas templadas hayan intercalado un episodio invernante en el ciclo vital de la colonia, sin que se haya alterado el comportamiento social de forma significativa.

Para encontrar una alteración consistente en la organización social de las avispas que pueda ligarse a la adaptación climática, es necesario volver a las Vespinae. Este grupo de especies, llamado avispas, y «avispas verdaderas» en Alemania (o avispón en el caso de *Vespa crabro*), se concentra en el Asia tropical, pero ha penetrado profundamente en las zonas templadas de Eurasia y Norteamérica. Todas las vespinas son eusociales o incluso parásitas sociales de sus parientes eusociales. Son notables por el avanzado estado de su sociabilidad en relación con la mayoría de Polistinae, aunque en las especies de zonas templadas el ciclo vital de la colonia sea sólo de naturaleza anual. La reina es, por término medio, de tamaño mucho mayor que la casta de las obreras, constituyendo la principal o única ovipositora (figura 20-3).

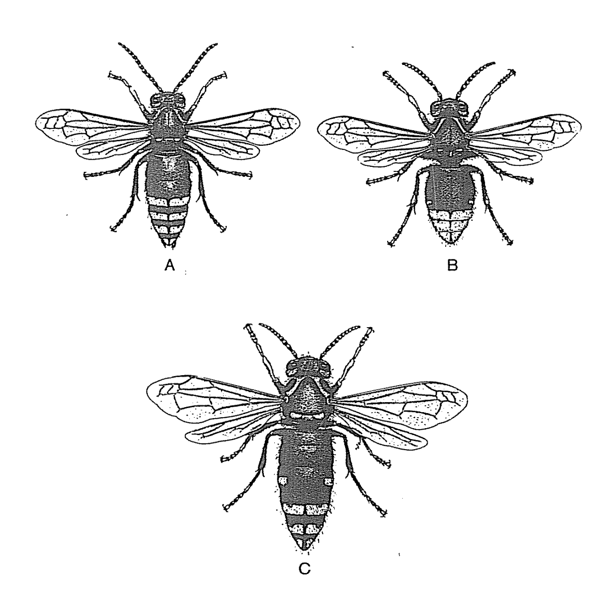


Figura 20-3
Las tres castas adultas de Vespula maculata, *una avispa vespina social norteamericana:* (A) *macho;* (B) *obrera;* (C) *reina. (De Betz, 1932.)*

El ciclo vital de las vespinas es básicamente similar al de *Polistes*, excepción hecha de que la reina no se vea rodeada de auxiliares durante la fundación del nido en primavera. Hay poca variación en los detalles del ciclo entre las especies. Como regla, sólo inverna la reina. Unas pocas obreras han sido halladas aún con vida a mediados de invierno en los climas cálidos, pero es dudoso el hecho de que jueguen algún papel en la fundación de la colonia. En primavera, la reina selecciona el lugar de anidamiento, recoge fragmentos de madera muerta y fibras vegetales, y los mastica hasta transformarlos en pulpa para construir las primeras celdillas del nido. De una a tres delgadas envolturas papiráceas se suman para encerrar a las primeras celdillas. La reina pone primero un huevo en cada una, y cuando surgen las primeras larvas, las alimenta con los insectos capturados cotidianamente y que han sido reducidos a una pulpa por masticación. Poco después, emergen las primeras obreras, que empiezan a buscar insectos por sí mismas y a añadir materiales al nido. Ahora, la reina sólo abandona el nido raras veces y, a medida que avanza la estación, deja todas sus actividades excepto la oviposición. A lo largo del verano, las obreras siguen añadiendo nuevas celdillas a los panales, así como nuevos pilares y panales. Todo el nido crece hacia fuera y abajo, adquiriendo una forma globular incluso mayor a medida que las obreras expulsan las porciones antiguas y añaden materiales nuevos. Las avispas capturan grandes cantidades de insectos de cuerpo suave y los llevan al nido, como abejas, moscas y lepidópteros en estado larvario y adulto. Las obreras gigantes de *Vespa mandarinia* hacen gran cantidad de presas entre otras especies de avispas vespinas. Solamente diez individuos pueden destruir por entero una colonia de abejas melíferas en el tiempo de una hora, machacando en el proceso a 5000 de ellas o incluso más con sus mandíbulas.

Hacia el final del verano, las avispas vespinas pertenecientes a especies de zonas templadas construyen celdillas mayores en los panales de cría, y en ellas crecen desde varias docenas hasta varios cientos de reinas y machos. Por esta época, la reina madre muere, cesando la producción de descendientes. Las reinas y machos vírgenes dejan el nido y se aparean y, a medida que se aproxima la estación fría, las últimas obreras del nido mueren o se marchan. Los machos, después de nutrirse en soledad con el néctar de las flores durante unos pocos días o semanas, también perecen. Pero las reinas recién inseminadas entran en invernación en los intersticios de las cortezas de los árboles, y entre fragmentos amontonados de leña, así como en madrigueras abandonadas de coleópteros en maderos caídos y refugios similares, preparándose para pasar el invierno.

LAS HORMIGAS

Las hormigas son, en todas las acepciones de la palabra, los insectos sociales dominantes. Geográficamente son los más ampliamente distribuidos de los grupos eusociales principales, extendiéndose a lo largo de todas las regiones no polares. También son los más abundantes desde un punto de vista numérico. En cualquier momento dado, hay al menos 10^{15} hormigas vivas en la Tierra, suponiendo que C. B. Williams (1964) es correcto al calcular un total de 10^{18} insectos individuales, y tome un 0,1 % como estima conservadora de la proporción que les toca a las hormigas. Éstas contienen un número superior de géneros y especies conocidos que todos los grupos eusociales combinados.

La razón del éxito de estos insectos entra en el terreno de las conjeturas. Seguramente tiene algo que ver con la innovación, producida a mediados del Cretácico, un período de hace 100 millones de años, de una casta de obreras sin alas que fueron capaces de buscar comida en las profundidades del suelo y en las grietas de las plantas. Pudiera haberse originado parcialmente también del hecho de que las hormigas primitivas empezaran depredando a otros artrópodos y no estuvieran atadas, como los termes, a una dieta de celulosa y a restringidos lugares donde anidar que sitúan a las colonias al alcance de fuentes de celulosa. Finalmente, el éxito de las hormigas podría explicarse en parte por la capacidad de todas las especies primitivas y la mayoría de sus descendientes, para anidar en el suelo y en el mantillo, lo que les confiere una ventaja inicial en la explotación de estos microhábitats terrestres tan ricos en energía. Y quizás esta adaptación del comportamiento se hiciera posible a su vez gracias al origen de la glándula metapleural, cuya secreción ácida inhibe el crecimiento de microorganismos. Pudiera ser significativo que la glándula metapleural (o sus vestigios) constituya un rasgo de diagnóstico anatómico, que distingue a todas las hormigas de los restantes himenópteros.

Las hormigas «bulldog» del género *Myrmecia* son importantes en diversos aspectos para el estudio de la Sociobiología. Se cuentan entre las mayores hormigas, midiendo las obreras de distintas especies desde 10 hasta 36 mm de longitud, pero no obstante, son fáciles de cultivar en el laboratorio. Son, a continuación de *Nothomyrmecia* y *Amblyopone*, las más primitivas de las hormigas actuales. El primer encuentro con obreras buscadoras de alimento de *Myrmecia* en el campo australiano, constituye un notable acontecimiento para un entomólogo. Se tiene la extraña impresión de enfrentarse a una avispa sin alas que se halle justamente en el camino de convertirse en una hormiga: «En sus incesantes actividades sin descanso, en su extrema agilidad y rapidez de movimientos, en su visión aguzada y su dependencia predominante de ella, en su agresividad y propensión a utilizar el poderoso aguijón al menor peligro, las obreras de muchas especies de *Myrmecia* y *Promyrmecia* muestran un parecido superficial más notable hacia los Myrmosidae o los Mutillidae, que hacia las hormigas superiores» (Haskins y Haskins, 1950).

Cambian tan poco los rasgos más amplios de su vida en sociedad, que *Myrmecia* puede tomarse como paradigma adecuado para la mayoría de insectos de este grupo. Las colonias son de tamaño moderado, conteniendo desde unos pocos cientos hasta unas mil obreras. Capturan una amplia variedad de insectos vivos, que son troceados y suministrados directamente a las larvas. Las hormigas son unos formidables depredadores, siendo capaces de derribar y paralizar a las obreras de las abejas melíferas. También recogen el néctar de las flores y de los nectarios extraflorales, que parece ser el principal artículo de sus dietas cuando el nido está sin larvas. En la mayoría de especies, las reinas son aladas cuando emergen de las pupas, mientras que las hembras son menores y carecen de alas, lo que constituye la condición universal de las hormigas. En algunas especies se dan con normalidad formas intermedias entre ambas castas, y ocasionalmente, la casta regia usual ha sido reemplazada por formas ergatóginas con tórax reducido y sin alas, o por mezclas de formas ergatóginas y reinas de alas cortas. Sin embargo, estas excepciones representan derivaciones evolutivas secundarias, y no estados primitivos mantenidos desde las avispas ancestrales. En algunas de las especies mayores, como *M. gulosa*, la casta de las obreras se diferencia en dos subcastas que se imbrican. Las obreras mayores buscan la mayor parte del alimento, cuando no todo, mientras que las menores se dedican al cuidado de la descendencia.

Muchas especies de *Myrmecia* se enzarzan en un espectacular vuelo nupcial en masa. Las reinas y machos alados vuelan desde el nido y se reúnen en enjambres en las cimas de las colinas u otros accidentes prominentes del terreno. A medida que las reinas vuelan dentro de su alcance, son asaltadas por los machos, quienes forman sólidos apelotonamientos alrededor de ellas con intentos violentos de copular. Después de haber sido fecundadas, las reinas se desprenden de las alas, excavan en el suelo una celda bien formada, debajo de un guijarro o de un leño, y empiezan a criar la primera descendencia de obreras. En 1925 John Clark hizo el descubrimiento, confirmado y extendido más tarde por Wheeler (1933), así como por Haskins y Haskins (1950), de que las reinas no siguen el típico modelo «claustral» de fundación de la colonia observado en las hormigas superiores. No permanecen en la celda original, nutriendo a los jóvenes con sus propias grasas corporales metabolizadas y con los tejidos de los músculos de las alas. En lugar de ello, emergen periódicamente de las celdas por una salida fácilmente abierta, buscando alimento en el exterior en forma de los insectos que les sirven de presa. Este sistema «parcialmente claustral» de fundación de la colonia, que actualmente se sabe es compartido por la mayoría de Ponerinae, se considera como un vestigio de la forma más primitiva de aprovisionamiento progresivo practicada por las avispas tifiidas ancestrales no sociales. Más recientemente, C. P. Haskins (1970) ha demostrado que las reinas de *Myrmecia* también usan nutrientes metabolizados a partir de sus propios tejidos, para ayudar a criarse a la descendencia. La diferencia importante es que ésta no depende de ello.

En la figura 20-4 puede observarse una colonia de *Myrmecia*. Como precisara Haskins, las hormigas bulldog despliegan un mosaico de rasgos primitivos y avanzados en su biología social. En la tabla 20-4 he clasificado muchos de los rasgos registrados, de acuerdo con esta simple dicotomía. Debe añadirse de inmediato que este esfuerzo en una síntesis no es más que un conjunto de hipótesis filogenéticas. Las «hormigas superiores» con las que compara a *Myrmecia*, son todas las subfamilias vivientes menos Myrmeciinae y Ponerinae. Las dos últimas subfamilias, que son las dos subfamilias vivientes más primitivas de los complejos mirmecioide y poneroide, respectivamente, comparten algunos (pero no todos) de los rasgos primitivos apuntados para *Myrmecia*. En suma, el comportamiento de *Myrmecia* se interna bien en el nivel eusocial en la mayoría de rasgos esenciales, marcados aún por residuos de otros primitivos, lo que nos proporciona una confusa y atormentadora visión de cómo podrían haber sido las hormigas ancestrales del Mesozoico.

Figura 20-4

Vista interna del nido en el suelo de una colonia de las primitivas hormigas bulldog de Australia (Myrmecia gulosa). *En el extremo izquierdo se halla la reina madre, que se distingue por su tamaño superior, un tórax más pesado y tres ocelos en el centro de la cabeza. Por detrás de ella puede verse a un macho alado, que es su hijo. Los otros adultos son obreras, todas ellas hijas de la reina. A la derecha, una deposita un huevo trófico, mientras que otra ofrece uno de ellos a una larva de gusano. Los huevos esféricos de la reina, que podrán llegar a convertirse en larvas, se esparcen en solitario por el suelo del nido. A la entrada de la cámara hay tres capullos que contienen pupas de hormigas. (Dibujo de Sarah Landry; de Wilson, 1971a.)*

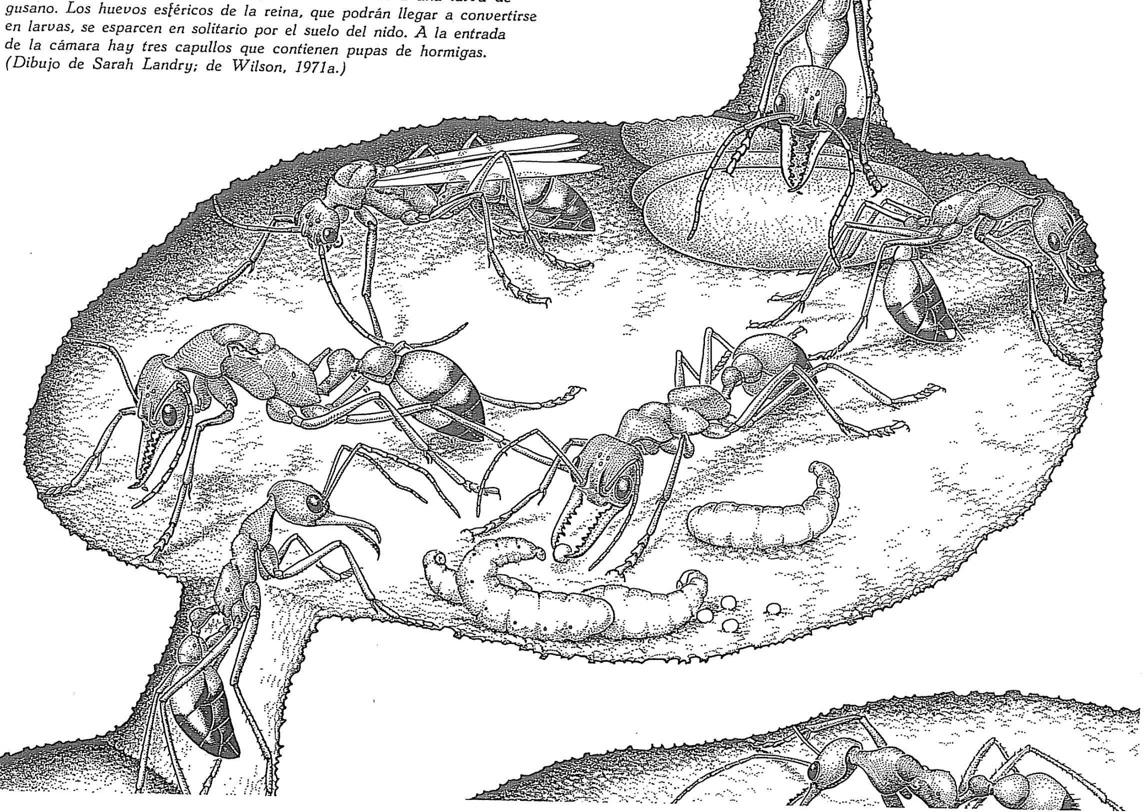


Tabla 20-4
Rasgos de comportamiento y otros en Myrmecia. *(Modificación de Wilson, 1971a; basado en los datos de C. P. Haskins.).*

Rasgos primitivos
1. Se dan múltiples reinas en muchos nidos
2. Huevos esféricos que se mantienen aparte entre sí en el suelo del nido
3. Las larvas son directamente alimentadas con trozos frescos de insectos
4. Las larvas son capaces de arrastrarse por cortas distancias sin ayuda
5. Los adultos son muy nectarívoros y colectan insectos principalmente como alimento para las larvas
6. El transporte de un adulto por parte de otro es raro, de ejecución torpe, y no se ve acompañado por una inmovilidad tónica por parte del transportador
7. No hay ni reclutamiento entre las obreras hacia los recursos alimentarios, ni ninguna otra forma aparente de cooperación durante la búsqueda de comida
8. La comunicación de la alarma es lenta e ineficaz; la naturaleza de la señal aún se desconoce
9. La fundación de la colonia es sólo parcialmente claustral
10. Al ser privadas de obreras, las reinas del nido pueden volver al comportamiento de fundación de la colonia, incluyendo la búsqueda de alimento por encima del suelo

Rasgos avanzados que también pueden hallarse en las hormigas superiores
1. La reina y las castas de obreras estériles son muy distintas entre sí, siendo raras las formas intermedias
2. Se da polimorfismo entre obreras en muchas especies, manifestándose como coexistencia de dos subcastas de obreras bien definidas
3. Las colonias son moderadamente grandes y de construcción regular y muy elaborada
4. Hay regurgitación entre adultos, y entre adultos y larvas
5. Los adultos se asean entre sí o a la descendencia
6. Las obreras depositan huevos tróficos que se suministran como alimento a otras obreras y a la reina
7. Las obreras cubren a las larvas con tierra justamente antes de la pupación, ayudándolas a hilar los capullos; y ayudan a los adultos recién emergidos a liberarse de los capullos
8. Hay olores del nido y comportamiento territorial entre colonias, que están bien desarrolladas
9. Las obreras responden al olor del ácido aleico y posiblemente a otros productos de descomposición en las compañeras de nido muertas, transportando los cuerpos fuera del nido

La radiación adaptativa de las hormigas desde algo como el prototipo *Myrmecia*, ha sido extraordinariamente completa. La especialización alimentaria en muchas especies es extremada, un ejemplo de lo cual lo representan las especies del género *Leptogenys*, cuyas presas son únicamente crustáceos isópodos; ciertas *Amblyopone* se alimentan exclusivamente de quilópodos (Wilson, 1958a; Gotwald y Lévieux, 1972); especies de los géneros *Discothyrea* y *Proceratium*, sólo comen huevos de artrópodos, sobre todo de arañas (Brown, 1957); ciertos miembros de la tribu mirmicina de las Dacetini, se nutren sólo de colémbolos (Brown y Wilson, 1959); y las ponerinas del género *Simopelta*, así como la tribu Cerapachyini, por lo que sabemos hasta la fecha, devoran exclusivamente a otras hormigas (Wilson, 1958b; Gotwald y Brown, 1966). La mayoría de grupos de hormigas exhiben el alto grado de variabilidad en la elección de las presas, mientras que algunos han llegado a subsistir a base de semillas. Aún hay otras que confían primaria o exclusivamente en las excreciones anales de «melaza» de los áfidos, seudocóccidos y otros insectos homópteros criados en sus nidos. Incuestionablemente, el grupo más notable de todos es el de las hormigas cultivadoras de hongos de la tribu mirmicina de las Attini. Sus 11 géneros y 200 especies están limitadas por completo al Nuevo Mundo. Tienen un extremado éxito en las zonas tropicales, y en Brasil, el género *Atta* constituye la plaga de insectos más destructiva para la agricultura, mientras que unas pocas especies llegan hasta tan al norte como Nueva Jersey, en los Estados Unidos (Weber, 1972). Estas hormigas crían unos hongos o levaduras simbióticos especializados en la materia orgánica que reúnen y transportan hasta sus nidos. El sustrato varía de acuerdo con la especie: en *Cyphomyrmex rimosus*, por ejemplo, está total o predominantemente formado por heces de orugas; en *Myrmicocripta buenzlii*, materias vegetales muertas y cuerpos de insectos; y en las famosas hormigas cortadoras de hojas de los géneros *Atta* y *Acromyrmex*, hojas, tallos y flores frescas. El arte del cultivo se ha desarrollado mucho en estas hormigas, y se ha extendido hasta el «abonado» de los hongos con materias fecales ricas en quitinasas y proteasas (Martin y Martin, 1971; Martin y col., 1973).

Como ya se explicó en el capítulo 17, el parasitismo social alcanza un desarrollo máximo en las hormigas. Una serie finamente graduada de estadios evolutivos en el fenómeno es mostrada por varias especies, incluyendo las formas degeneradas de esclavizadoras, en donde las obreras sólo son capaces de realizar incursiones y totalmente dependientes en cualquier momento de sus vidas, del cuidado de las obreras esclavas. Otras líneas evolutivas conducen al inquilinismo total, en que se pierde la casta de las obreras.

Los hábitos en el anidamiento no están menos diversificados. Unas pocas especies de hormigas, como miembros del género *Atta* y las especies que habitan en los desiertos *Monomorium salomonis* y *Myrmecocystus melliger*, excavan profundas galerías y se adentran en el terreno, en ocasiones a profundidades de 6 m o más (Jacoby, 1952; Creighton y Crandall, 1954). En contraste, algunos miembros arborícolas de la subfamilia Pseudomyrmecinae y el género dolicoderino *Azteca*, están limitadas a cavidades de una o muy pocas especies de plantas. Algunas de las plantas huésped, a su vez están altamente especializadas en albergar y nutrir a colonias de hormigas. Los experimentos han demostrado que estas plantas probablemente sean incapaces de sobrevivir sin sus hormigas huésped (Janzen, 1967, 1969, 1972). La pequeña mirmicina *Cardiocondyla wroughtoni* anida a veces en las cavidades dejadas en las hojas muertas por las orugas minadoras de hojas, mientras que unas pocas especies de formicinas, *Oecophylla longinoda* y *O. smaragdina*, *Cam-*

ponotus senex, y ciertas especies de *Polyrhachis,* han desarrollado el hábito de utilizar una materia sedosa producida por sus propias larvas, para construir nidos arbóreos semejantes a tiendas.

En ciertos aspectos, las hormigas legionarias constituyen uno de los grados más avanzados de evolución social dentro de los insectos. Una colonia en marcha ofrece uno de los mayores espectáculos de la naturaleza. Wheeler lo expresó así en *Ants: Their Structure, Development and Behavior* (Las Hormigas: su estructura, desarrollo y comportamiento) (1910): «Las hormigas legionarias y cazadoras son los Tártaros y los Hunos del mundo de los insectos. Con sus vastos ejércitos de obreras ciegas, pero de una exquisita cooperación y un elevado grado de polimorfismo, dotadas de un carnívoro apetito insaciable y perdurando a lo largo de perennes migraciones, acompañadas por una abigarrada y extraña pléyade huésped de mirmecófilos, y ocultando las nupcias de sus raras y fértiles castas, y criando a sus jóvenes, en una inaccesible penetración del suelo, todo lo cual sugiere al observador que se encuentra por primera vez con estos insectos en alguna espesura tropical, la existencia de una mediación sutil, inexorable y misteriosa, que dirige y permite todas sus actividades».

Los años transcurridos desde la caracterización de Wheeler han visto la resolución de la mayor parte del misterio. Fue T.

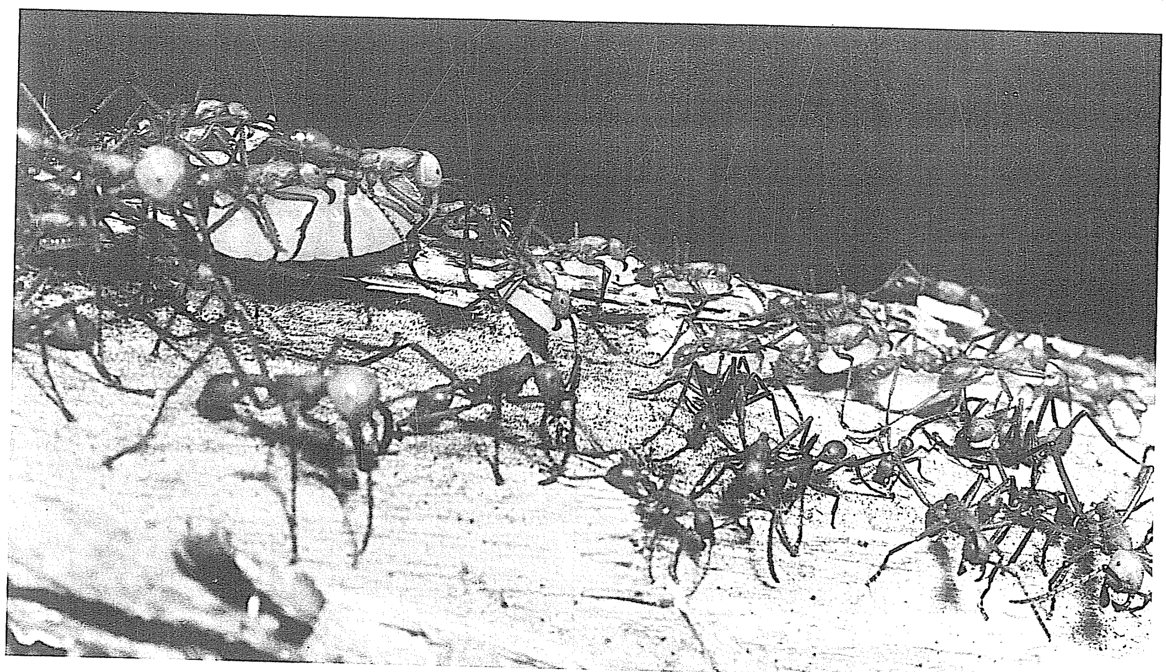


Figura 20-5

Cuando las hormigas legionarias se mueven de uno a otro vivaque durante su fase nómada, las obreras transportan a las larvas debajo de sus cuerpos. En esta fotografía de una colonia emigrante de Eciton hamatum, *también pueden verse obreras (parte superior izquierda) transportando la gran larva de una avispa polibiina, que ha sido capturada como presa. Dos soldados, fácilmente reconocibles por sus cabezas grandes y de color claro, así como por sus largas mandíbulas, se hallan a la izquierda. Dos obreras medias transportan a la larva de avispa, mientras que una tercera se enfrenta al observador en el extremo derecho. (Fotografía cortesía de C. W. Rettenmeyer.)*

C. Schneirla (1933-1971) quien, realizando pacientes estudios de laboratorio y de campo a lo largo de virtualmente toda su carrera, reveló el complejo comportamiento y ciclos vitales de *Eciton, Neivamyrmex* y otras especies del Nuevo Mundo. Sus resultados han sido confirmados y ampliamente extendidos por otros autores, especialmente por Rettenmeyer (1963b). Mientras tanto, los rasgos esenciales del ciclo vital de las hormigas guerreras africanas *(Dorylus)* han sido dilucidados por Raignier y van Boven (1955), y por Raignier (1972).

Volvamos con *Eciton burchelli,* un enjambre grande y conspicuo que se halla en los húmedos bosques de las tierras bajas desde el sur de México hasta Brasil. Un día en la vida de *E. burchelli* comienza al amanecer, a medida que las primeras luces apartan las pesadas sombras del suelo del bosque. En este momento, la colonia está de acampada, lo que significa que está temporalmente en una posición más o menos expuesta. Los lugares más favorables para los vivaques son los espacios entre los espolones de los árboles del bosque, y entre los troncos de los árboles caídos, o cualquier zona a lo largo de los troncos y las ramas principales de los árboles en pie, hasta una altura de 20 m o más por encima del suelo. La mayor parte del refugio para la reina y las formas inmaduras es proporcionado sólo por los cuerpos de las obreras. A medida que se reúnen para formar el vivaque, unen sus patas y cuerpos mediante los fuertes garfios tarsales, formando cadenas y mallas con sus propios cuerpos y entrelazándose una capa con otra, hasta que finalmente toda la fuerza obrera constituye una sólida masa cilíndrica o elipsoidal de hasta un metro de diámetro. Por este motivo, Schneirla y otros han hablado del enjambre de hormigas como constituyendo por sí mismo el «vivaque». Se hallan presentes de 150 000 a 700 000 obreras. Hacia el centro de la masa se hallan miles de formas inmaduras, una sola reina madre y, durante un breve intervalo de la estación seca, alrededor de un millar de machos y varias reinas vírgenes. El conglomerado de color marrón oscuro exuda un olor de almizcle, de alguna forma fétido.

Cuando el nivel luminoso alrededor de las hormigas excede de 0,5 bujías-pie, el vivaque empieza a disolverse. Las cadenas y enjambres se rompen y se desploman en una masa agitada hacia el suelo. A medida que aumenta la presión, la masa escapa en todas direcciones. Entonces surge una columna invasora a lo largo de la vía de menor resistencia y se aleja del lugar de vivaque a una velocidad de 20 m por hora. No hay líderes que dirijan a la columna invasora. En su lugar, las obreras que se encuentran en la vanguardia avanzan unos pocos centímetros, para volver hacia atrás a la muchedumbre, siendo inmediatamente suplantadas por otras que extienden la marcha un poco más. A medida que las obreras corren hacia nuevos territorios, por los extremos de sus abdómenes, dejan pequeñas cantidades de una sustancia química que sirve de pista, lo que guía a las otras hacia adelante. De las columnas emerge una vaga organización, basada en las diferencias de comportamiento entre castas. Las obreras menores y de tamaño medio corren a lo largo de las pistas químicas y las extienden hacia los extremos, mientras que las mayores, los soldados más pesados, incapaces de mantener un paso seguro entre las compañeras de nido, viajan durante la mayor parte del tiempo a ambos lados. La situación de los soldados de *Eciton* hizo creer a los primeros observadores que se trataba de los líderes. Como dijo Thomas Belt, «Aquí y allá, uno de los oficiales de colores brillantes se mueve hacia adelante y atrás dirigiendo a las columnas». Realmente los soldados, con sus grandes cabezas y sus mandíbulas excepcionalmente largas y falciformes, ejercen un control relativamente reducido sobre sus compañeras de nido, sirviendo casi exclusivamente como fuerza defensiva. Las obreras menores, con unas mandíbulas más cortas y en forma de pinza, son las que mandan. Capturan y transportan a las presas, eligen los lugares de acampada y cuidan de la descendencia y de la reina.

En el momento de sus asaltos, las obreras de *Eciton burchelli* se esparcen en un enjambre en forma de abanico, con un amplio frente. Las columnas dendríticas, dividiéndose y recombinándose como cuerdas trenzadas, se extienden desde el enjambre hasta el vivaque, donde la reina y las formas inmaduras permanecen secuestradas a salvo. El frente móvil de las obreras obtiene una gran variedad de presas: tarántulas, escorpiones, coleópteros, cucarachas, saltamontes, avispas, hormigas y otras muchas. La mayor parte de ellas son abatidas, aguijoneadas hasta la muerte, reducidas a pedazos y transportadas rápidamente hacia atrás. Incluso caen víctimas serpientes, lagartos y aves en el nido.

Como podría esperarse, las colonias de *burchelli* tienen un profundo efecto en la vida animal de aquellas partes del bosque por las que pasa el enjambre. E. C. Williams (1941), por ejemplo, registró una aguda disminución de artrópodos en las zonas del suelo del bosque por donde había pasado un enjambre el día anterior. Pero el efecto total en el bosque, a la larga, puede que no sea muy significativo. En la isla de Barro Colorado, que presenta una extensión aproximada de 16 km², sólo existen alrededor de 50 colonias de *burchelli* en cualquier época. Desde el preciso instante en que cada colonia sólo viaja como máximo a través de 100 ó 200 m por día (no haciéndolo en absoluto la mitad de días), la población colectiva de *burchelli* sólo discurre por una fracción mínima de la superficie de la isla en un día, o incluso en el transcurso de una semana.

Incluso así, es un hecho que los suministros de alimentos son rápida y drásticamente diezmados en las vecindades inmediatas de cada colonia. Los primeros autores llegaron a la conclusión aparentemente razonable de que las colonias de hormigas legionarias cambian sus lugares de acampado, cuando las reservas de alimentos se hallan exhaustas. En una temprana etapa de sus trabajos, Schneirla (1933, 1938) descubrió que las emigraciones están sujetas a un control endógeno y rítmicamente preciso no conectado con las reservas de alimentos inmediatas. Procedió a demostrar que cada colonia de *Eciton* alterna una *fase sedentaria,* en la que permanece en el vivaque durante dos o tres semanas, y una *fase nómada,* en la que se mueve hacia un nuevo punto de vivaque al final de cada día, también durante

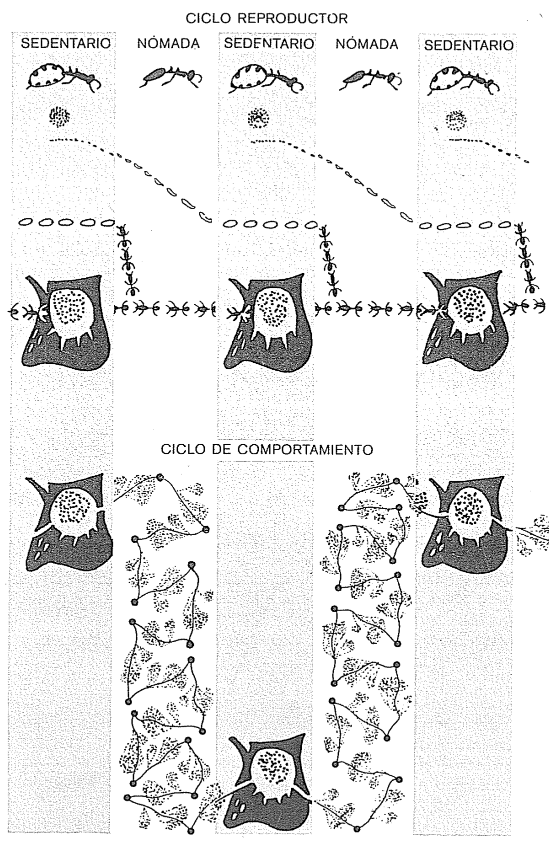


Figura 20-6

Ciclo mensual de la colonia de hormigas legionarias Eciton burchelli. *La alternancia de las fases sedentaria y nómada consiste en ciclos de comportamiento y reproducción distintos, pero altamente sincronizados. Durante la fase sedentaria la reina, que puede verse en el margen superior, deposita gran cantidad de huevos en un breve espacio de tiempo, los huevos se convierten en larvas; las pupas procedentes de las puestas previas llegan a individuos adultos; y tal como se indica en el diagrama inferior, la colonia permanece en un lugar de vivaque. Durante la fase nómada, las larvas completan su desarrollo; las nuevas obreras emergen de los capullos; y, como se indica en el diagrama inferior, las hormigas ocupan sus lugares de anidamiento después de completar las incursiones en grupo de cada día. (Reproducido de Schneirla y Piel, 1948. © por la Scientific American, Inc. Reservados todos los derechos.)*

un período de dos o tres semanas. El ciclo básico de *Eciton* está resumido en la figura 20-6. Su característica clave es la correlación entre el *ciclo reproductor*, donde la descendencia de obreras es criada en tandas periódicas, y el *ciclo del comportamiento*, consistente en la alternancia de las fases sedentaria y nómada. El rasgo más importante de la biología de *Eciton* que debe tenerse en cuenta al intentar comprender esta relación más bien compleja, es el notable grado en que está sincronizado el desarrollo dentro de cada descendencia sucesiva. Los ovarios de la reina empiezan a desarrollarse con rapidez cuando la colonia entra en la fase sedentaria, y en una semana, su abdomen se ve abultado en gran medida por los 55 000 ó 66 000 huevos que contiene. Entonces, en una explosión de trabajo prodigiosa que se prolonga durante varios días a mediados del período sedentario, la reina deposita de 100 000 a 300 000 huevos. A finales de la tercera y última semana del período sedentario, emergen las larvas, de nuevo con pocos días de intervalo entre sí. Al cabo de un reducido número de días, las «jóvenes e inexpertas» obreras (llamadas así porque al principio son débiles y están poco pigmentadas), emergen a la vida adulta. La repentina aparición de decenas de miles de nuevas obreras adultas, tiene un efecto galvanizante sobre sus hermanas mayores. El nivel general de actividad aumenta, el número e intensidad de los asaltos del enjambre crece, y la colonia empieza a emigrar al final de cada merodeo cotidiano. En resumen, la colonia entra en la fase nómada. Esta continúa todo el tiempo en que la descendencia iniciada durante el período sedentario previo permanece en estado larvario. Tan pronto como las larvas pupan, sin embargo, la intensidad de los asaltos disminuye, la emigración cesa, y la colonia (por definición) entra en una nueva fase sedentaria.

El ciclo activo de las colonias de *Eciton* es auténticamente endógeno. No está ligado a ningún ritmo astronómico conocido, ni a ningún acontecimiento climatológico. Prosigue en cualquier tiempo un mes tras otro, tanto en las estaciones secas como en las lluviosas a lo largo de todo el año. Impulsada por las emigraciones cotidianas de la fase nómada, la colonia se dirige perpetuamente de un lado para otro en el suelo del bosque. Los resultados de los experimentos llevados a cabo por Schneirla indican que las fases del ciclo de actividad, están determinadas por las etapas en el desarrollo de la descendencia y sus efectos en el comportamiento de las obreras. Cuando privó a las colonias de *Eciton* a principios de la fase nómada, de sus obreras novatas, se sumieron en el estado relativamente letárgico de la fase sedentaria, y las emigraciones cesaron. El comportamiento nómada no se reasumió hasta que las larvas presentes al principio de los experimentos no se hicieron mayores y mucho más activas. Para probar el papel de las larvas en la activación de las obreras, Schneirla dividió a los fragmentos de la colonia en dos partes de igual tamaño, una de ellas con larvas, y la otra sin ellas. Aquellas obreras dejadas con las larvas mostraron una actividad continua muy superior. La naturaleza de los estímulos inductores de la actividad, ya sean químicos, táctiles o de otra índole, es desconocida.

En sus escritos interpretativos, Schneirla típicamente fracasó en la distinción entre causación próxima y última. Después de demostrar la naturaleza endógena del ciclo, y su control por parte del desarrollo sincrónico de la descendencia, menospreció el papel del agotamiento de los alimentos. Aseveró repetidas veces, que las emigraciones estaban causadas por la aparición de obreras novatas y de larvas más viejas; no se deben a la carestía de alimento. Pasó por alto la explicación evolutiva más completa que combina ambas causaciones: el significado adaptativo de las emigraciones es llevar a las colonias descomunales hacia las nuevas fuentes alimentarias, a intervalos regulares, y que en el transcurso de la evolución, la emergencia de novatas ha llegado a emplearse como una señal de cronometraje. En otras palabras, si hay una ventaja selectiva para que las colonias se muevan con frecuencia hacia nuevos lugares de alimentación (y todas las evidencias de *Eciton* sugieren que es así), el comportamiento de las obreras tendería a evolucionar de forma que se sincronizaran las emigraciones precisamente con la presencia de estadios vitales que causaran las mayores carestías de alimento. La internalización de las causas próximas de la emigración no altera la causa última de la emigración, que parece ser con toda certeza la regresión crónica de las fuentes alimentarias.

En 1958 tracé los pasos evolutivos probables que conducen al comportamiento de las hormigas legionarias, comparando el de las hormigas que asaltan en grupo pertenecientes a la subfamilia Dorylinae (las hormigas soldado avanzadas), con el de la subfamilia próxima Ponerinae. Se ha afirmado repetidas veces por parte de entomólogos anteriores, que los compactos ejércitos de hormigas son más eficaces en el levantamiento y captura de las presas, que las uniones de buscadoras de alimento actuando de forma independiente. Esta observación es correcta, pero no es completa. Otra función primaria de los asaltos en grupo resulta clara cuando las preferencias en cuanto a presas de las ponerinas y dorilinas que asaltan en grupo, se comparan con las de las ponerinas que buscan alimento en solitario. La mayoría de especies ponerinas no legionarias para las que los hábitos alimentarios son conocidos, toman presas vivas de aproximadamente el mismo tamaño que el de su casta de obreras o menor. Como regla, han de depender de animales proporcionadamente pequeños, que puedan ser capturados y cobrados por obreras buscadoras de alimento solas. Las hormigas que asaltan en grupo, por otra parte, se alimentan de grandes artrópodos o de la descendencia de otros insectos sociales, que constituyen presas normalmente no accesibles a las hormigas que buscan alimento en solitario. Así pues, las especies de los grupos *Onychomyrmex* y *Leptogenys diminuta*, se especializan en grandes artrópodos; las de *Eciton* y *Dorylus* cuentan entre sus presas a una gran variedad de artrópodos que incluyen a las avispas sociales y a otras hormigas; las especies de *Simopelta* y las Cerapachyini en otras hormigas, y *Megaponera foetans* y algunas otras grandes Ponerini de África y Sudamérica, en los termes.

A partir de esta generalización y de una estrecha comparación de especies, ha sido relativamente fácil reconstruir los pasos evolutivos que conducen al comportamiento legionario desarrollado de las Dorylinae.

1. El asalto en grupo se desarrolló para permitir una alimentación especializada en grandes artrópodos y otros insectos sociales. El asalto en grupo sin un cambio frecuente del lugar de anidamiento pudiera haberse dado en *Cerapachys* y otros géneros relacionados, pero de ser así, probablemente represente una etapa de vida corta, conducente en poco tiempo al siguiente paso.

2. El nomadismo, o se desarrolló al mismo tiempo como un comportamiento de asalto en grupo, o fue añadido poco después. La razón para esta nueva adaptación fue que, los grandes artrópodos y los insectos sociales están más ampliamente difundidos que otros tipos de presas, y la colonia que depreda en grupo debe variar constantemente su área de búsqueda de alimento para encontrar nuevas fuentes nutritivas. Con la adquisición tanto del comportamiento de asalto en grupo, como del nómada, la especie es ahora auténticamente «legionaria», o sea, una hormiga soldado en un sentido funcional. La mayoría de ponerinas que asaltan en grupo, han alcanzado evidentemente este nivel adaptativo. El tamaño de la colonia en estas especies es, por término medio, superior al de las especies relacionadas no legionarias, pero no se aproxima al alcanzado por *Eciton* y *Dorylus*.

3. A medida que el asalto en grupo se hace más eficaz, se hacen posibles tamaños coloniales mayores. Esta etapa ha sido alcanzada por muchas de las Dorylinae, incluyendo a *Aenictus* y *Neivamyrmex*, y a unos pocos miembros de *Eciton*.

4. La dieta se extendió secundariamente para incluir a otros artrópodos menores y no sociales, e incluso a pequeños vertebrados y materias vegetales; de forma concurrente, el tamaño de la colonia llegó a ser extremadamente grande. Ésta es la etapa alcanzada por las hormigas guerreras de África y Asia tropical (*Dorylus*), las especies de *Labidus* y *Eciton burchelli*, la mayoría de las cuales, o todas ellas, también usan la técnica del asalto en enjambre, en lugar del asalto en columna.

Las Dorylinae, pues, constituyen o un grupo filético de especies o un conglomerado de dos o más grupos convergentes que han triunfado como hormigas legionarias, por encima de todos sus competidores. Su número no sólo supera a otros números de hormigas legionarias tanto en cuanto a especies como a colonias, sino que también tienden a excluirlas. Las cerapaquiinas, por ejemplo, son relativamente escasas por las zonas continentales tropicales donde las dorilinas abundan, pero son mucho más comunes en lugares remotos aún no alcanzados por ellas, como por ejemplo, Madagascar, Fiji, Nueva Caledonia y la mayor parte de Australia.

LAS ABEJAS SOCIALES

Todas las abejas constituyen la superfamilia Apoidea. En el aspecto morfológico, están próximas a las avispas esfecoides,

aunque la carencia de un adecuado registro de fósiles haya imposibilitado el apuntar a la exacta línea filética ancestral. En una palabra, las Apoidea pueden caracterizarse vagamente como unas avispas esfecoides que se han especializado en la recolección de polen como alimento larvario, en lugar de hacer presas entre los insectos. Los adultos aún se parecen a las avispas en el sentido de que comen néctar (y a veces lo almacenan en forma de miel), pero a diferencia de la gran mayoría de avispas auténticas, incluyendo a todas las esfecoides, alimentan a sus larvas con polen, o con mezclas de polen y miel. Algunas especies eusociales las alimentan con productos glandulares especializados derivados, en última instancia, del polen y del néctar.

La eusociabilidad ha aparecido por lo menos cinco veces en Apoidea, tanto por la vía parasocial como por la subsocial, mientras que la presociabilidad en casi cualquier grado concebible, ha surgido en un número incontable de otras ocasiones. La prevalecencia y gran variabilidad del comportamiento social en las abejas, proporcionan una oportunidad de estudiar la evolución del comportamiento social, que sólo tiene paralelo en las avispas, oportunidad que sólo se ha empezado a explotar.

Entre las formas más primitivamente eusociales, están las alodapinas. Estos insectos tienen un interés particular por dos razones adicionales. En primer lugar, y en contraste con las larvas de otros tipos de abejas, las de las alodapinas son mantenidas juntas y nutridas progresivamente con alimentos pequeños (véase la figura 20-7). En segundo término, en concomitancia con este peculiar hábito, las especies de alodapinas muestran entre ellas mismas la transición evolutiva desde la vida en solitario, hasta el comportamiento eusocial, a través de etapas subsociales. Los hechos esenciales fueron descubiertos por H. Brauns (1926) merced a su trabajo con el género sudafricano *Allodape*, habiéndose extendido en gran medida en los últimos años por los estudios de campo realizados en Asia, Australia y África por K. Iwata, C. D. Michener, T. Rayment, S. F. Sakagami y S. Skaife.

Allodape angulata, una especie de África del Sur, constituye un buen ejemplo de alodapina eusocial (Skaife, 1953). Las colonias anidan en tallos florales muertos, así como en otros diversos tipos de plantas con tallos que presenten centros medulosos. El ciclo de la colonia se inicia cuando los adultos de una nueva generación emergen a mediados del verano, un período que se extiende desde finales de diciembre hasta principios de febrero. Permanecen juntas en un estado en gran medida inactivo, durante el resto del verano y el otoño siguiente, dispersándose luego hacia nuevos lugares de anidamiento. La reproducción tiene lugar poco después en julio y agosto. Ahora, las hembras solitarias y fecundas inician nuevas colonias. Según una secuencia típica, la hembra excava una pequeña oquedad en la medula de un tallo y deposita en el fondo un huevo grande, blanco y ligeramente curvado. Durante las cuatro o seis semanas que hacen falta para que los huevos eclosionen, la madre permanece en guardia a la entrada del nido y saca la parte trasera de su abdomen hacia fuera cuando es molestada. A medida que los jóvenes se desarrollan, la madre los distribuye por orden de tamaño, manteniendo a las pupas más cerca de la entrada, seguidas por las larvas mayores y así sucesivamente hasta llegar a los huevos, que siempre están agrupados al extremo del tubo, como puede verse en la figura 20-7. Las larvas recién emergidas son alimentadas con un líquido incoloro regurgitado por la madre. Las mayores comen pequeñas pelotas de una pasta hecha con polen y néctar. Al cabo de siete u ocho semanas, con la llegada del verano en noviembre, pupan las primeras larvas. Hacia enero, toda la primera descendencia ya es adulta. Por esta época, la madre de *Allodape*, que ya tiene un año de edad, puede depositar tres o cuatro huevos más. Después de unos pocos días o semanas más, muere. Los miembros de la segunda descendencia, atendidos por sus hermanas, emergen como adultos a finales del verano o principios del otoño. Durante este episodio final, los machos de la primera descendencia abandonan ocasionalmente el nido para buscarse el sustento, pero nunca intervienen en la crianza de la última descendencia.

Los abejorros representan un avance más en la eusociabilidad. Formados por unas 200 especies del género *Bombus*, son notables como insectos sociales primariamente adaptados a los climas más fríos. Muchos de ellos se ven restringidos a las zonas templadas de América del Norte y de Eurasia, hallándose muchos cerca del Círculo Ártico y en las cimas sin árboles de las altas montañas. Dos especies se encuentran tan al norte como en la isla de Ellesmere, y una de ellas es parásito social de la otra. Unas pocas especies llegan, en dirección opuesta, hasta la Tierra del Fuego y las montañas de Java, y una de ellas es incluso común en los bosques lluviosos del Amazonas.

En la zona templada del norte, el ciclo vital de *Bombus* es anual. Sólo invernan las reinas fecundadas. La historia de una colonia se desarrolla de la siguiente forma. A principios de la primavera, la solitaria reina abandona su invernáculo y vuela en busca de un nido abandonado de rata de campo o de alguna otra cavidad de forma similar, en un hábitat abierto pero relativamente tranquilo como puedan ser un campo no sembrado o un jardín abandonado. Se encamina hacia el nido y lo modifica para su propio uso, construyendo un túnel de entrada y recubriendo la cavidad interna con finos materiales tomados de las paredes del nido. Mientras, en el nido la reina empieza a segregar cera, en forma de delgadas placas, por las glándulas intersegmentantes del abdomen. Con este material modela la envoltura ovígera en forma de copa poco profunda, situada en el suelo de la cavidad del nido. Luego, pone una bola de polen en su interior y deposita de 8 a 14 huevos en su superficie. Finalmente, construye una tapa en forma de cópula con cera y otros materiales, para la celda, quedando ésta totalmente sellada y de forma esférica. Hacia el período en que son depositados los primeros huevos, la reina también construye con cera un reservorio de miel, justamente a la entrada de la cavidad del nido, y empieza a llenarlo con parte del néctar recolectado en el campo. Cuando nacen las primeras obreras, ayudan a la reina a expandir el nido y a cuidar de la descendencia adicional, como puede observarse en la figura 20-8.

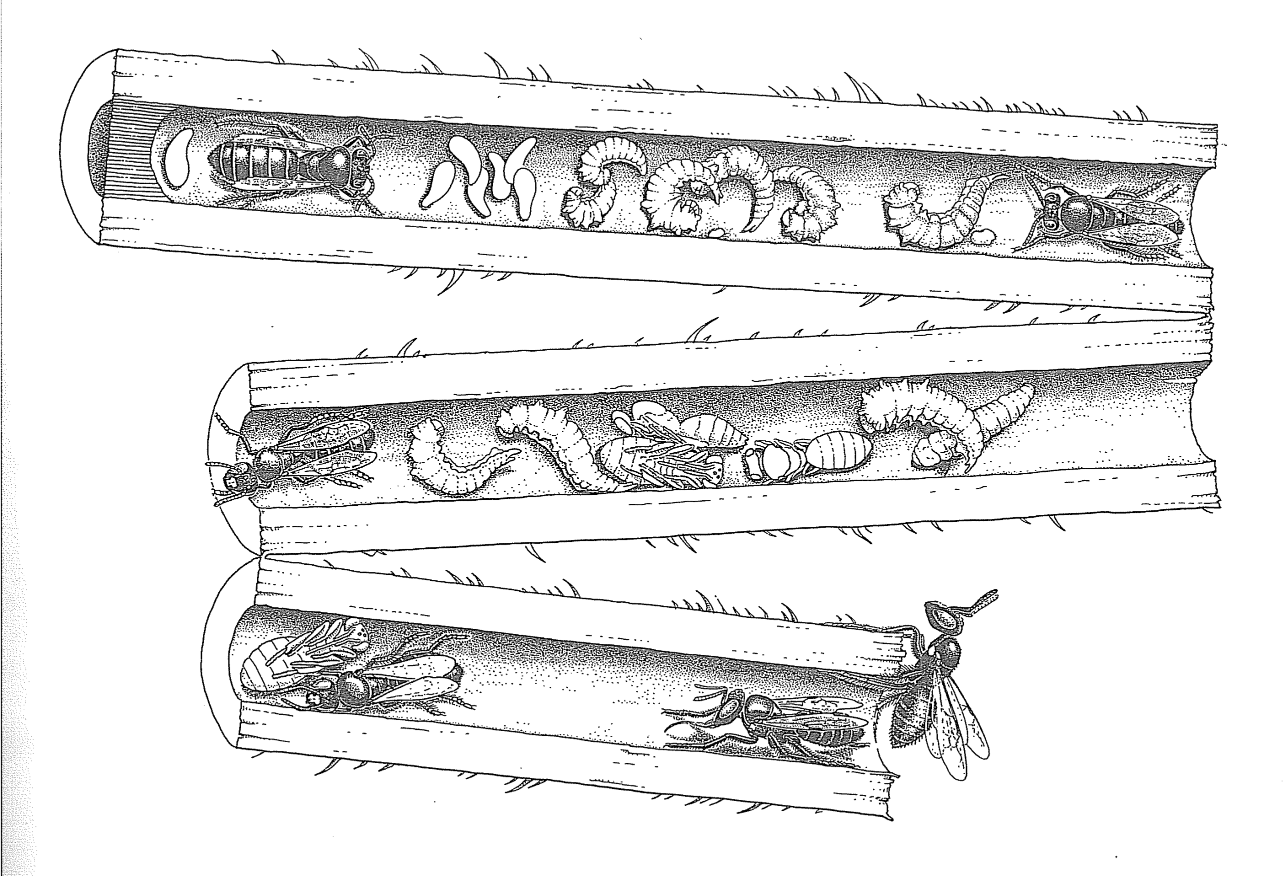


Figura 20-7
Braunsapis sauteriella, *una primitiva abeja eusocial que evidentemente ha alcanzado este estado por un camino subsocial. Esta populosa colonia ocupa el tallo hueco de* Lantana camara, *en Formosa. De una forma típicamente alodapina, la prole se distribuye libremente en una cámara común (en lugar de ser espaciada en celdas individuales de descendencia), y las larvas han sido alimentadas progresivamente con pequeños alimentos. Los huevos, cuyo enorme tamaño es característico de esta y algunas otras especies de alodapinas, se han situado en grupo al extremo del nido, mientras que la reina madre permanece en las proximidades. El polen se almacena en pequeños depósitos de la pared del nido. Las larvas son alimentadas a intervalos frecuentes, con pequeñas bolas de polen. (Dibujo de Sarah Landry; de Wilson, 1971a.)*

Según la especie de *Bombus* de que se trate, las larvas son alimentadas por una de dos técnicas muy diferentes. En un grupo de especies, el de las «almacenadoras de polen», éste es situado en capullos abandonados, que pueden aumentarse con secreciones de cera hasta formar cilindros de una altura de hasta 6 ó 7 cm. De tiempo en tiempo, se retira polen de este capullo modificado y se introduce en la celda de la descendencia, en forma de una mezcla líquida viscosa de polen y miel. La reina y las obreras de las especies almacenadoras de polen, no alimentan directamente a las larvas. En vez de ello, abren una pequeña brecha en la celda de las larvas y regurgitan la mezcla de polen y miel cerca de las larvas. En el segundo

Figura 20-8

Colonia del abejorro europeo Bombus lapidarius. *El nido ha sido construido en el centro de una madriguera abandonada de ratones, en un campo cultivado. La gran reina está posada encima de una reunión de capullos, dentro de los cuales se hallan las pupas de las obreras (se muestra una pupa para mostrar su posición). En las partes superior e inferior izquierda pueden verse tres celdas larvarias comunes: las envolturas de cera de las dos inferiores se han abierto para mostrar las larvas de su interior. Los grandes receptáculos céreos de miel se hallan a la izquierda y el centro del conjunto. En la parte inferior derecha se hallan amasijos de capullos abandonados, que se usan para almacenar el polen. (Dibujo de Sarah Landry; de Wilson, 1971a.)*

grupo de especies, el de las «constructoras de saquitos» o «fabricantes de polen», las reinas y obreras construyen unos saquitos de cera especiales adyacentes a los grupos de larvas, y los llenan de polen. Las larvas entonces se alimentan en grupo, directamente de las masas de polen. Ocasionalmente, las constructoras de saquitos también nutren a las larvas por regurgitación, y los grupos destinados a convertirse en reinas lo son exclusivamente de esta forma.

A fines del verano, la colonia contiene, otra vez según la especie, de 100 a 400 obreras. A medida que se aproxima el otoño, las colonias anuales producen machos y hembras que

empiezan a disolverse. La muerte de las colonias de abejorros parece estar controlada por factores endógenos. En el clima suave de Nueva Zelanda, las especies de *Bombus* introducidas desde Europa vuelan en cualquier época del año, y las reinas solitarias pueden iniciar nidos durante al menos nueve meses al año. Las colonias a veces pasan el invierno y llegan a alcanzar tamaños insólitos. A pesar de esta oportunidad de crecer perennemente, sin embargo, las colonias de Nueva Zelanda nunca vuelven a producir obreras después de haber criado reinas.

El comportamiento del apareamiento varía en gran medida entre las especies de *Bombus*. En algunas, los machos revolotean alrededor de las entradas del nido y esperan que salgan las reinas jóvenes. En otras, el macho elige un objeto prominente, como una flor o el poste de una cerca, y alternativamente permanece sobre él y revolotea por encima, presto para lanzarse sobre cualquier objeto que se parezca a una reina volando. En un tercer grupo de especies, los machos establecen rutas de vuelo que señalizan a intervalos mediante puntos olorosos de una sustancia segregada por la glándula mandibular, en los

Tabla 20-5

Rasgos sociales primitivos (o al menos relativamente simples) de Bombus, *comparados con los rasgos más avanzados hallados en las abejas sociales superiores, las abejas melíferas del género* Apis *y las abejas sin aguijón de la tribu Meliponini. (De Wilson, 1971a.)*

Bombus	*Apis* y Meliponini
Reinas y obreras difieren poco morfológicamente, siendo comunes las formas intermedias.	Reinas y obreras morfológicamente muy distintas entre sí, faltando normalmente las intercastas.
El ciclo vital es anual, al menos entre la mayoría de especies; nuevas colonias son fundadas por reinas únicas; y el tamaño de la colonia madura es reducido.	El ciclo vital es perenne; nuevas colonias son iniciadas por enjambrazón, y el tamaño colonial es desde moderado hasta grande.
La reina mantiene la dominación reproductora mediante un comportamiento agresivo, y las obreras tienden a comportarse entre sí de la misma forma. Las obreras ocasionalmente se roban los huevos entre sí y a la reina.	La reina mantiene la dominación reproductora mediante feromonas, al menos en *Apis*, y el comportamiento agresivo está modificado o falta. El robo de huevos es desconocido, excepto como forma ritual de comida por parte de las reinas meliponinas.
Las larvas a menudo son criadas en grupos y deben competir con otras por el alimento emplazado indiscriminadamente en las proximidades.	Las larvas son criadas en celdas separadas del panal de reproducción, lo que aumenta mucho las posibilidades de atención individual por parte de las nodrizas y el control en la determinación de castas.
Las larvas son alimentadas con polen crudo y mezclas regurgitadas de polen y miel.	En *Apis*, las larvas son nutridas, al menos en parte, con un alimento especial elaborado por las glándulas mandibulares y faringeales.
Los adultos raramente regurgitan alimento directamente para otros adultos ni intentan asearlos.	Tanto el aseo como la transferencia directa de alimento por regurgitación son muy frecuentes, y en el caso de *Apis* al menos, se sabe que juegan un importante papel en la comunicación y regulación.
La reina regula el crecimiento de la colonia construyendo todas las celdas de los huevos y poniendo en ellas, siguiendo las mismas formas de conducta por los que inició la colonia.	La reina no juega un papel directo en el crecimiento de la colonia o en la construcción de los panales de descendencia. Las obreras determinan estas cuestiones y están sujetas mucho más a una retroalimentación por parte del ambiente exterior al nido.
La división temporal del trabajo está débilmente desarrollada.	Está muy desarrollada una división temporal del trabajo, en que las obreras adultas jóvenes cuidan de la descendencia (o de los trabajos del nido), luego en los trabajos del nido (o cuidado de la prole), y finalmente buscan comida. En *Apis* al menos, esta progresión está asociada con cambios metódicos de las glándulas exocrinas.
Falta la comunicación química de la alarma.	La comunicación química de la alarma está bien desarrollada e involucra a feromonas que en apariencia han evolucionado especialmente con estos propósitos.
Falta el reclutamiento entre las obreras.	El reclutamiento está bien desarrollado y mediado por reuniones especiales o feromonas de pista; en *Apis* existe también una danza contoneada simbólica.

objetos del trayecto. Los machos vuelan alrededor de las rutas una hora tras otra durante días, aguardando la aproximación de las hembras. Después del apareamiento, las reinas invernan en cámaras especialmente excavadas en el suelo, y a la primavera siguiente inician nuevas colonias.

Las reinas de los abejorros difieren de las obreras sólo en su mayor tamaño y en la extensión de su desarrollo ovárico, siendo comunes las formas intermedias entre ambas castas. También hay una gran variación en cuanto a tamaño dentro de la casta de las obreras. Las mayores tienden a buscar más alimento, mientras que las menores invierten un tiempo superior en los trabajos del nido. En unas pocas especies, las obreras menores no vuelan, estando pues ligadas al nido de forma permanente. La guardia del nido se da en algunas especies, siendo usualmente llevada a cabo por obreras que poseen unos ovarios mejor desarrollados.

Dentro de los Apidae, cuyas especies constituyen la «alta sociedad» de las abejas sociales, *Bombus* ocupa una posición relativamente baja. Sus soluciones a los problemas de la organización social son, por regla general, toscas, y no ha llegado a muchos de los más espectaculares mecanismos de control que distinguen a las abejas melíferas y las carentes de aguijón, de las abejas primitivamente eusociales de la familia Halictidae. En la tabla 20-5 he indicado las características que, en mi opinión, son más primitivas, o al menos más simples, en el contexto de toda la biología de los Apidae.

La abeja melífera común *Apis mellifera* puede tomarse como la representante de las abejas sociales más avanzadas. Según los criterios intuitivos generales de complejidad social, como tamaño de la colonia, magnitud de las diferencias entre la reina y las obreras, comportamiento altruista entre los miembros de la colonia, periodicidad en la producción de machos, complejidad de la comunicación química, regulación de la temperatura del nido y otras evidencias de comportamiento homeostático, la abeja melífera está al nivel de otros insectos con una eusociabilidad muy elevada, como abejas sin aguijón, hormigas, avispas polibiinas y vespinas superiores, y los termes superiores. En una característica, la danza contoneada, la especie se aparta realmente de todos los restantes insectos. El aspecto verdaderamente notable de la danza contoneada, es la representación ritualizada del vuelo exterior hacia el alimento o nuevos lugares de anidamiento; se ejecuta dentro del nido y es comprendida de alguna forma por otros miembros de la colonia, que entonces, y esto es lo más notable, son capaces de traducirla en un vuelo real y no repetido, por sí mismas. Una similar capacidad de interpretar símbolos modulados, es evidentemente compartida por ciertas abejas meliponinas, que transmiten señales sonoras correlacionadas en cuanto a duración y frecuencia, con la distancia de los hallazgos de comida. Pero aún tienen que demostrarse otros casos de comunicación simbólica en insectos sociales.

Aun a riesgo de una simplificación excesiva, puede decirse que la clave de la comprensión de la biología de las abejas melíferas, reside en su origen tropical. Parece muy probable

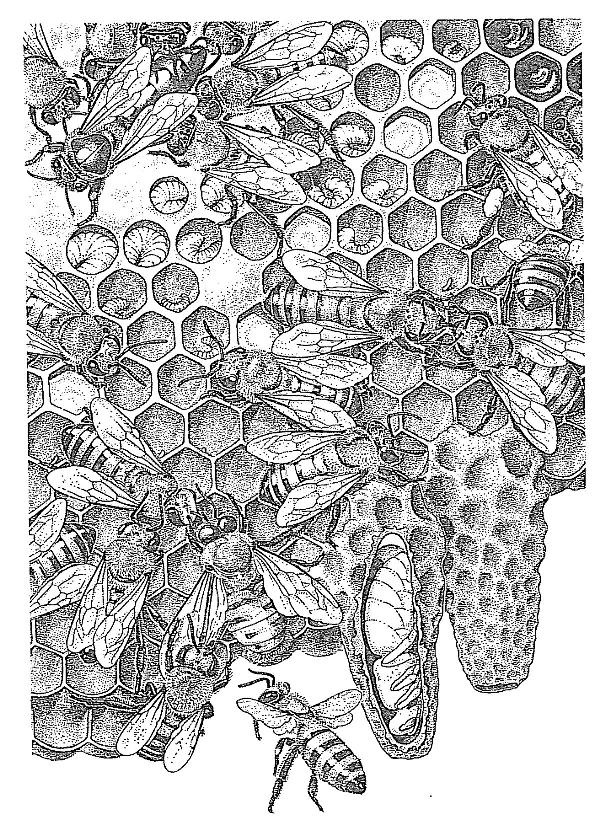


Figura 20-9
Parte de una colonia de abejas melíferas. En el ángulo superior izquierdo, la reina madre se ve rodeada por un típico retén de auxiliares. Descansa sobre un grupo de celdas selladas, en cada una de las cuales se halla una pupa de obrera en desarrollo. Muchas de las celdas abiertas contienen huevos y larvas en diversas etapas de desarrollo, mientras que otras están llenas parcialmente de masas de polen o miel (extremo superior derecho). Cerca del centro, una obrera expulsa su lengua para tomar néctar y polen regurgitados por una hermana. En la parte inferior izquierda, otra obrera empieza a expulsar a un zángano con sus alas; éste pronto será asesinado o repelido del nido. En el margen inferior del panal se encuentran dos celdas reales, una de las cuales se muestra en sección para poder observar en su interior a una pupa de reina. (Dibujo de Sarah Landry; de Wilson, 1971a.)

que la especie se originara en algún lugar de los trópicos o subtrópicos africanos, y penetrara en los climas más fríos antes de que fuera cultivada por el hombre. Así pues, a diferencia de la gran mayoría de abejas sociales endémicas de las zonas frías templadas, la abeja melífera es perenne, y todo y con esto, es capaz de desarrollar y mantener grandes colonias. Al tener grandes colonias, puede buscar alimento ampliamente, y explotar con eficacia las flores que están al alcance del suelo desde sus nidos; la danza contoneada, y la liberación de sustancias por la glándula de Nasanov de su abdomen, son claramente adaptaciones con este fin. Al tener un origen último tropical, también sus colonias se multiplican por enjambrazón; no hay necesidad de un episodio invernante en el ciclo vital de la colonia, como en los abejorros y avispas cartoneras de las zonas templadas. Y finalmente, ya que la reina no tiene necesidad de pasar el invierno ni de iniciar colonias en solitario, se ha producido una regresión en su evolución hasta convertirse en una simple máquina ovipositora, con el resultado de que las castas de la reina y de las obreras difieran drásticamente entre sí, tanto morfológica como fisiológicamente. Bajo la consideración de estos efectos que se engarzan, han de encontrarse todos los fenómenos que distinguen a *Apis mellifera* de las especies de abejas que habitan exclusivamente las zonas templadas (véase la figura 20-9). Cuando volvemos nuestras miradas hacia las faunas tropicales y consideramos qué otras especies han evolucionado hacia niveles eusociales dentro de los Apoidea, los contrastes casi no son tan agudos. El grupo principal de abejas eusociales tropicales, las Meliponini, no sólo se parecen a *Apis* por su ciclo vital, sino que son comparables en cuanto a la complejidad de su organización social. Por supuesto que muchas, quizás la mayoría, de las abejas primitivamente eusociales, existen en los trópicos, pero esto no afecta a la importante generalización de que las sociedades más avanzadas de abejas sean de origen tropical.

Tabla 20-6
Similitudes y diferencias básicas en la biología social entre los termes y los himenópteros sociales superiores (avispas, hormigas, abejas). Las similitudes se deben a la convergencia evolutiva. (De Wilson, 1971a.)

	Diferencias	
Similitudes	Termes	Himenópteros eusociales
1. Las castas son similares en número y tipo, especialmente entre termes y hormigas.	1. La determinación de castas en los termes inferiores se basa primariamente en feromonas; en algunos de los termes superiores involucra al sexo, pero los otros factores quedan por identificar.	1. La determinación de las castas se basa primariamente en la nutrición, a pesar de que las feromonas jueguen algún papel en ciertos casos.
2. Existe trofalaxia y constituye un importante mecanismo de regulación social.	2. La casta obrera está formada tanto por hembras como por machos.	2. Las castas de las obreras están formadas sólo por hembras.
3. Las pistas químicas son usadas en el reclutamiento como en las hormigas, y el comportamiento de deposición y seguimiento de los mismos es muy similar.	3. Las larvas y ninfas contribuyen al trabajo de la colonia, al menos en las segundas.	3. Los estadios inmaduros (larvas y pupas) están desvalidos y casi nunca contribuyen al trabajo de la colonia.
4. Existen feromonas inhibidoras de las castas, similares en acción a las de abejas melíferas y hormigas.	4. No hay jerarquías de dominación entre los individuos de la misma colonia.	4. Las jerarquías de dominación son comunes, pero no universales.
5. El aseo entre adultos se da con frecuencia y funciona, al menos parcialmente, en la transmisión de feromonas.	5. El parasitismo social entre especies falta casi por completo.	5. El parasitismo social entre especies es común y ampliamente extendido.
6. El olor del nido y la territorialidad, son generales.	6. Los intercambios de líquido alimenticio anal se dan universalmente en los termes inferiores, desconociéndose los huevos tróficos.	6. La trofalaxia anal es rara, pero los huevos tróficos se intercambian en muchas especies de abejas y hormigas.
7. La estructura del nido es de complejidad comparable y, en unos pocos miembros de los Termitidae (como *Apicotermes, Macrotermes*), de complejidad considerablemente superior. La regulación de la temperatura y humedad en su interior opera con un nivel aproximado de precisión.	7. El macho primariamente reproductor (el «rey») permanece con la reina después del vuelo nupcial, la ayuda a construir el primer nido, y la fertiliza de forma intermitente a medida que se desarrolla la colonia; la fertilización no se produce durante el vuelo nupcial.	7. El macho fertiliza a la reina durante el vuelo nupcial, y muere poco después sin ayudar a la reina en la construcción del nido.
8. El canibalismo está ampliamente extendido en ambos grupos (pero no es universal, al menos en los himenópteros).		

LOS TERMES

Los termes son, casi literalmente, cucarachas sociales. Existen detalladas similitudes anatómicas entre la familia más primitiva de termes, las Mastotermitidae, y las cucarachas xilófagas relativamente primitivas que constituyen la familia de los Cryptocercidae. Incluso los microorganismos intestinales que digieren la celulosa, son similares. De las 25 especies de protozoos flagelados hipermastiginos y polimastiginos halladas en el intestino de la cucaracha *Cryptocercus punctulatus,* todas pertenecen a familias halladas también en los termes más primitivos. Incluso un género, *Trichonympha,* es compartido. Estos protozoos intestinales pueden trasladarse con éxito de las cucarachas a los termes, y viceversa. Por supuesto, sería mucho suponer que cualquiera de las cucarachas vivientes fuera realmente el antepasado de los termes. Todas las cucarachas conocidas presentan alas externas córneas; las de los termes, claras y membranosas, son más primitivas. Otras diferencias indican que ambos grupos de insectos surgieron a partir de un antepasado común, parecido a las cucarachas. Pero no existen distinciones cardinales, y algunos entomólogos han llegado a situar a los termes en el mismo orden (Dictyoptera) que las cucarachas y los mántidos.

Debido a que los termes han escalado las alturas de la eusociabilidad a partir de una base extremadamente remota en la evolución de los Hymenoptera, es de gran interés saber si su organización social difiere de la de los himenópteros en algún aspecto fundamental. Aunque los juicios de valor del grado de convergencia de dos muestras radicalmente distintas, sean difíciles de efectuar, y mucho menos de justificarse cuantitativamente, creo que podría establecerse lo siguiente de forma razonable. Los termes han adoptado mecanismos que son muy parecidos, pero no idénticos, a los de las hormigas y otros himenópteros sociales. También, el nivel de complejidad de las sociedades de termes es aproximadamente el mismo que en el caso de las sociedades de himenópteros más avanzadas. En la tabla 20-6, he realizado una lista de las principales similitudes y diferencias conocidas de ambos tipos de sociedades. Esta simplificada enumeración no olvida el hecho de que, como se ha precisado antes, buena parte de la variación importante se dé también dentro de los himenópteros sociales. Seguramente, las similitudes son, en sí mismas, notables. Parecen decirnos que hay restricciones en la maquinaria del cerebro de los insectos que limitan no sólo las opciones sociales, sino también el límite superior que el grado de organización pueda alcanzar. Estos límites parecen haber sido alcanzados hace entre 50 y 100 millones de años, tanto en los termes como en los himenópteros sociales.

El termes viviente más primitivo, único miembro que queda de los Mastotermitidae, *Mastotermes darwiniensis,* se encuentra por la mitad más septentrional de Australia. En algunas formas, actúa de manera muy rara para ser una reliquia del Mesozoico. Es la especie de termes más destructora de Australia, y el insecto de cualquier tipo más temible de toda la parte norte del continente. Las colonias, que anidan en el suelo, son inmensas, conteniendo las mayores sobre un millón de individuos. La dieta de *M. darwiniensis* es la más universal de todos los termes conocidos; podría incluso decirse que se parece a la de las cucarachas. Las obreras han sido observadas atacando postes, cercas, edificios de madera, árboles vivos, cosechas, lana, cuerno, marfil, vegetales, heno, cuero, goma, azúcar y excrementos humanos y animales, así como la cubierta de plástico de los cables eléctricos. Las propiedades desatendidas del exterior han sido reducidas a polvo en sólo dos o tres años, como casas, cercas y todo. Las colonias de *M. darwiniensis* ocupan muchos tipos de lugares de anidamiento a lo largo de una amplia gama de hábitats, y son capaces de excavar rápidamente, tanto en el suelo como en la madera. Sus nidos subterráneos, a menudo fragmentados y conectados por pasadizos cubiertos construidos en la superficie del suelo, son difíciles de detectar. Las galerías se alejan por espacio de 100 m o más del nido. La mayoría son superficiales y se extienden a no más de 40 cm. Un sistema de galerías, sin embargo, estaba sin cubrir mediante operaciones de cantería, hasta una profundidad de 4 m.

Considerando su posición filogenética y su importancia económica, se conocen sorprendentemente pocas cosas relativas a la biología de *Mastotermes,* incluidos los hechos más básicos

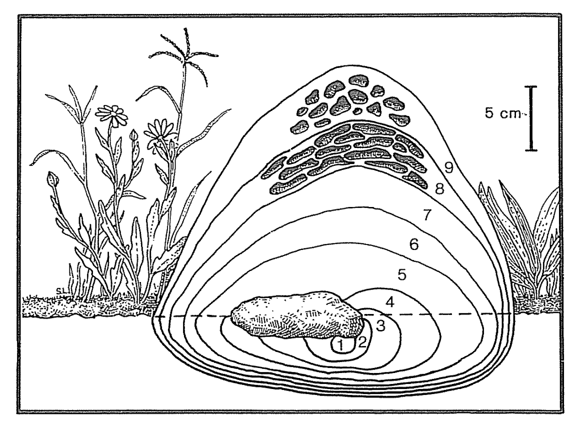


Figura 20-10
Crecimiento de un montículo típico del termítido africano Amitermes hastatus, *durante un período de nueve años. Cada crecimiento anual se indica mediante un número. Celdas representativas internas y externas pueden verse en la cúspide del montículo. No existe celda real. (Basado en Skaife, 1954a.)*

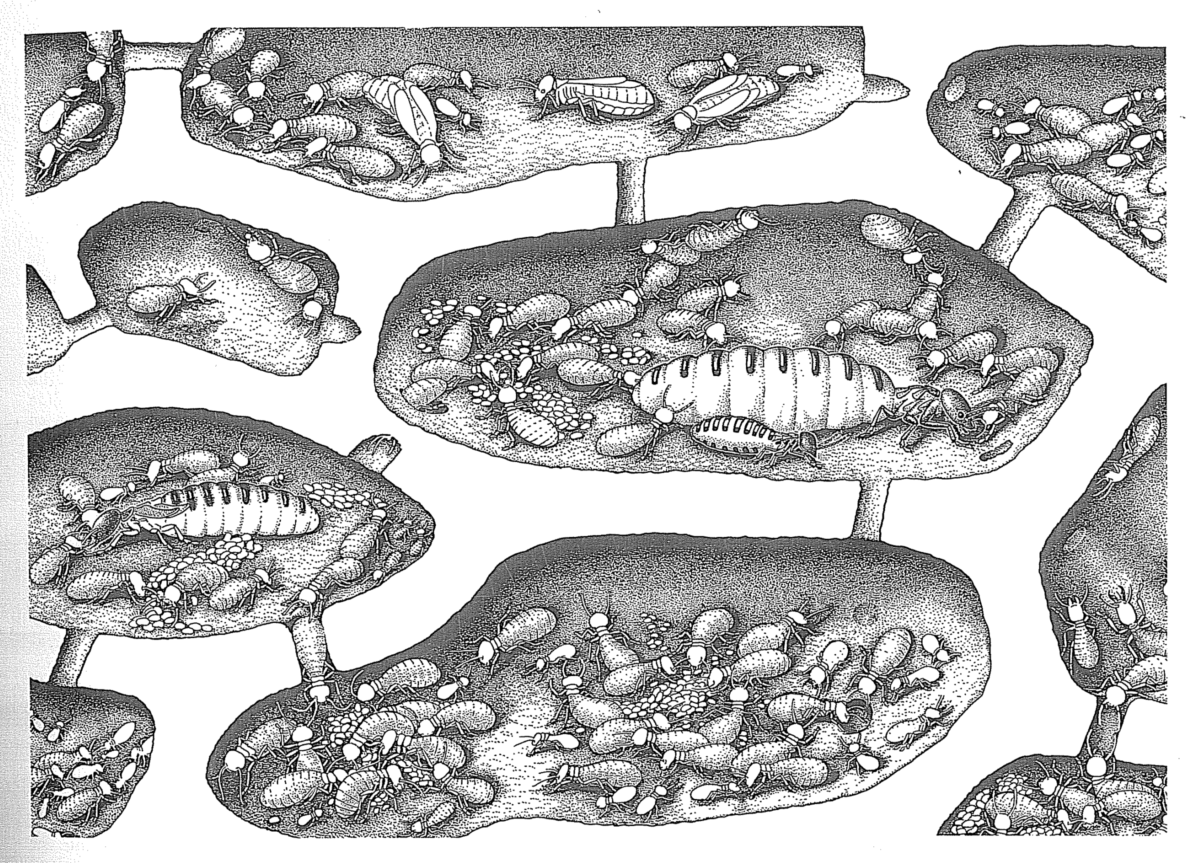


Figura 20-11
Interior de un nido típico del termes superior Amitermes hastatus, *de Sudáfrica. La reina primaria y un macho primario mucho menor pueden verse frente a frente en la celda del medio. Más abajo, a la izquierda, puede verse a una reina secundaria, que también en este caso es funcional. En la cámara de la parte superior se hallan ninfas reproductoras, caracterizadas por sus alas parcialmente desarrolladas. Las obreras atienden a las reinas y se ven especialmente atraídas por sus cabezas, que ofrecen alimento regurgitado a intervalos frecuentes. Otras obreras cuidan de los numerosos huevos. Un soldado y un presoldado (soldado en fase de ninfa) pueden verse en la cámara inferior derecha, mientras que larvas de obreras se encuentran esparcidas en varios estados de desarrollo, por la mayor parte de cámaras. (Dibujo de Sarah Landry; de Wilson, 1971a.)*

de su ciclo vital. Lo curioso es que los elementos reproductores primarios son raros. La tónica parecen ser reproductores suplementarios múltiples, y la multiplicación de la colonia se realiza a menudo por gemación. Cuando grupos de ninfas son desligados de la colonia principal, algunas son capaces de desarrollarse en castas reproductoras. Los huevos son depositados en paquetes que contienen unos 20 cada uno, de forma parecida a la ooteca de las cucarachas. Los vuelos nupciales se dan con regularidad, pero su contribución relativa a la formación de nuevas colonias es desconocida.

Los Kalotermitidae, conocidos como los termes de la madera seca, son relativamente primitivos desde un punto de vista anatómico, aunque mucho más avanzados que los Mastotermi-

tidae. Su sociobiología es un mosaico de rasgos elementales y avanzados. Las colonias, que raras veces contienen más que unos pocos cientos de individuos, viven en galerías mal definidas dentro de la madera, de la cual se alimentan. Los termes confían en una fauna intestinal de flagelados que digieren la madera, y no utilizan hongos simbióticos o almacenes de comida. Cuando las reinas y machos primarios se pierden, son reemplazados inmediatamente por individuos «neoténicos» secundarios, que se transforman en una muda, a partir de una casta lábil, parecida a la de las obreras, y que se llaman falsas obreras. Cuando se hallan presentes, los reproductores primarios evitan la formación de falsas obreras mediante feromonas inhibidoras que vierten por sus anos. También se da una inhibición de soldados, pero las bases fisiológicas todavía no se conocen. El intercambio de líquidos orales y anales, así como de exudados integumentarios, se observa muy frecuentemente entre los miembros de la colonia. El intercambio anal es básico para la transmisión de flagelados a las jóvenes ninfas, y para los individuos que acaban de mudar, a cualquier edad.

Es curioso que la mayoría de Kalotermitidae, así como otros grupos de termes relativamente primitivos, se concentren en las zonas templadas. Los trópicos, que constituyen los auténticos cuarteles generales de la fauna mundial, están dominados por los termes «superiores» de la familia Termitidae. La mayor parte de miembros de esta familia viven en el suelo, y son los responsables de la mayoría de montículos de elaborada estructura, que constituyen una conspicua característica del paisaje tropical. Varias de sus especies se han especializado en virtualmente todas las fuentes de celulosa concebibles. Para alcanzar este alimento, las obreras extienden galerías a través del suelo, o construyen caminos cubiertos por la superficie de éste, o incluso marchan en columna a lo largo de pistas olorosas expuestas.

Como ejemplo de termítido relativamente no especializado, podemos tomar a *Amitermes hastatus,* estudiado con detalle por Skaife (1954a, b; 1955). La especie se da en Sudáfrica, en las montañas del sudoeste de El Cabo y en elevaciones desde 100 hasta 1000 m por encima del nivel del mar. Anida en el suelo arenoso de las praderas naturales, construyendo conspicuos montículos cónicos o hemisféricos con una mezcla negra de tierra y excrementos. En los últimos meses veraniegos de febrero y marzo, grandes cantidades de ninfas blancas con esbozos alares pueden encontrarse en los nidos mayores. A finales de marzo o abril, todo lo más tarde, estos individuos se han transformado en reproductores alados. Durante varias semanas, vagan lentamente por el nido. Entonces, poco antes de que se inicien las lluvias de otoño, se produce el vuelo nupcial. Un día, entre las 11 de la mañana y las 4 de la tarde, inmediatamente después de una lluvia que empapa el suelo y de un aumento de la temperatura, comienza el éxodo. Las obreras excavan primero grandes cantidades de orificios de salida muy juntos, cada uno con un diámetro de unos 2 mm, dando al ápice del montículo un aspecto de grosera criba. Fieles al modelo de la mayoría de especies de termes, esta es la única vez que las obreras abren las paredes de su nido y se exponen al aire exterior. Obreras, soldados y formas aladas salen por los orificios en un estado de excitación intensa, alejándose estas últimas al vuelo casi inmediatamente, y al cabo de tres o cuatro minutos, los termes vuelven al nido taponando las salidas tras de sí. La mayoría de formas aladas, pero no todas, se van en este primer vuelo. Se quedan unas pocas para participar en marchas posteriores. Su vuelo es débil; muchas de ellas no pueden desplazarse más allá de 50 ó 60 m del nido sin detenerse. Tan pronto como se posan en el suelo, se desprenden de sus alas por la línea basal de fractura, apretando velozmente sus extremos contra el suelo. El apareamiento subsecuente y el comportamiento de fundación del nido, siguen la misma secuencia básica que en el caso de *Kalotermes.* La construcción de la cámara inicial del nido es emprendida principalmente por la reina; a veces, el macho no la ayuda en absoluto. La pareja permanece en el incipiente nido durante el invierno, y aparentemente, no hay copulación hasta la llegada del buen tiempo. En los meses primaverales de octubre y noviembre, la reina pone los primeros cinco o seis huevos. Los individuos de la primera generación se convierten en pequeñas obreras. Los soldados hacen su aparición en descendencias posteriores, y finalmente, al cabo de cuatro años, se producen formas reproductoras aladas. El crecimiento de un nido típico puede verse en la figura 20-10. Skaife ha calculado la edad de algunos montículos de *Amitermes hastatus,* considerándola superior a los 15 años, pero a juzgar estrictamente por el tamaño, no creyó que ninguno sobrepasara los 25. Este estado mortal de las colonias individuales, de ser cierto, es una característica inesperada, pues presumiblemente las colonias son capaces de producir elementos reproductores secundarios cuando la reina muere. Cuando la reina primaria falla, las obreras la llevan hasta la muerte, aparentemente lamiéndola de forma abrasiva. Según nos lo describe Skaife, «Se ve rodeada por una multitud de obreras, todas con sus partes bucales aplicadas sobre ella, y esto se prolonga por espacio de tres o cuatro días, disminuyendo lentamente su cuerpo hasta que sólo queda su arrugada piel». Las reinas secundarias y terciarias aparecen en presencia de la primaria, al menos algunas veces (véase la figura 20-11). Skaife, sin embargo, no pudo criarlas en colonias sin reina mantenidas en nidos artificiales, y halló que sólo un 20 % de los montículos naturales las contenían. Evidentemente pues, o los elementos reproductores secundarios son raros, o sólo aparecen bajo condiciones especiales, o las colonias que los poseen tienen una vida relativamente corta.

Capítulo 21

Vertebrados de sangre fría

Los peces, anfibios y reptiles, son sofisticados en algunos elementos de su organización social, pero no en las formas en que éstos se reúnen. En cuanto a la territorialidad, cortejo y cuidado parental, estos vertebrados de sangre fría son iguales que los mamíferos y las aves, y diversas especies han servido de paradigmas claves en las investigaciones de campo y de laboratorio. Pero por alguna razón, posiblemente por falta de inteligencia, no han evolucionado en ellos grupos cooperativos de crianza, del tipo que constituyen los bloques construidos por las sociedades de mamíferos. Por otras razones, posiblemente la falta de una determinación haplodiploide del sexo, o la presencia de correctos imperativos ecológicos, todavía no han llegado a ser lo bastante altruistas como para generar sociedades como las de los insectos. Incluso así, los vertebrados de sangre fría ofrecen atractivos especiales en el estudio de la Sociobiología. Como veremos en este capítulo, la formación de cardúmenes en los peces tiene unos rasgos únicos que sólo ahora están empezando a ser apreciados. En cierto sentido, la formación de cardúmenes es sociabilidad en un medio físico nuevo, haciendo que la geometría en tres dimensiones sea importante por primera vez en la organización social (todas las demás sociedades consisten en individuos que se mueven según un plano). Los anfibios no son menos interesantes, pero por razones totalmente diferentes. Investigaciones recientes han revelado que los batracios poseen sistemas sociales altamente diversificados y bien desarrollados, paralelos a los que poseen las aves. Desde el preciso instante en que están filogenéticamente muy alejados de las aves, y que los rasgos a considerar son lábiles a nivel de género y especie, los batracios nos proporcionan un experimento evolutivo independiente que sólo está empezando a ser examinado. Buena parte de lo mismo se cumple para los reptiles, particularmente las especies territoriales de saurios.

CARDÚMENES DE PECES

En 1927, Albert E. Parr publicó un artículo que abría el tema de la formación de cardúmenes a una investigación biológica objetiva. Rechazando las primeras vagas nociones de «instinto social», postuló que los cardúmenes de peces resultan del equilibrio entre atracciones y repulsiones mutuas programadas de los peces individuales, basadas en la percepción visual de uno a otro. Las especies difieren en el grado en que están ligadas al cardumen, y en la forma del agrupamiento. Parr identificó la formación de cardúmenes por implicación, como un fenómeno biológico adaptativo, para ser analizado como cualquier otro tanto a un nivel fisiológico como evolutivo. Los pasados 50 años han visto la acumulación de grandes cantidades de información, sobre las bases del comportamiento en la formación de cardúmenes, y sobre su significado ecológico, lo que confirma la validez de las aproximaciones de Parr. Las revisiones mejores y más recientes son las de Shaw (1970), que cubre la extensa literatura inglesa y alemana, y Radakov

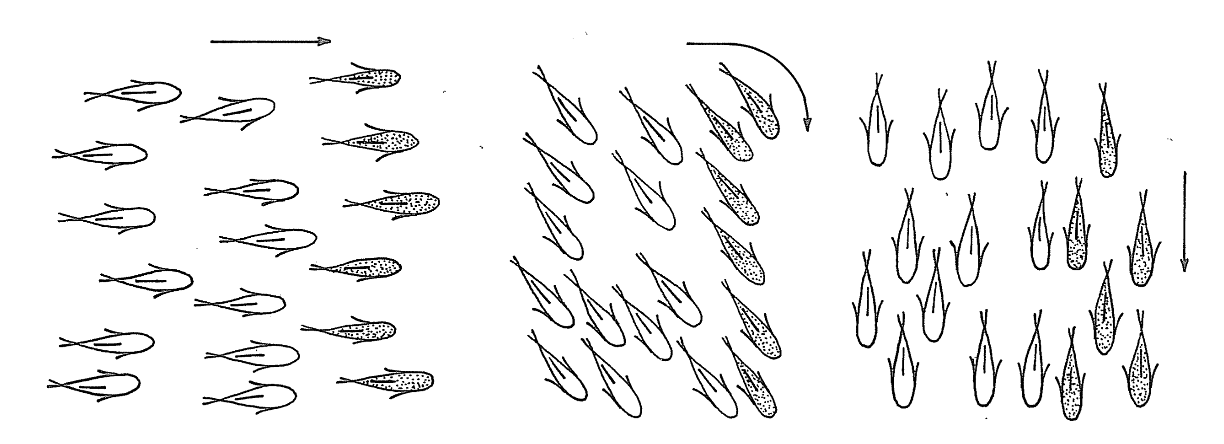


Figura 21-1
Un cardumen de peces cambia el liderazgo cuando varía su dirección. Los líderes de la izquierda (punteados) son desplazados hacia el flanco, cuando el cardumen ejecuta un giro de 90°, como puede verse en secuencia en el centro y a la derecha. (Modificación de Shaw, 1962.)

(1973), quien trata con la igualmente extensa literatura rusa. Los estudios soviéticos, desconocidos en su mayor parte hasta ahora por los zoólogos occidentales, han sido bien financiados debido a su potencial aplicación a la industria pesquera. Son notables por la atención que prestan al significado ecológico de los cardúmenes, en línea con los más modernos aspectos de la investigación sociobiológica que se está llevando a cabo en otros países.

Un cardumen de peces, citando a Radakov, es «un grupo temporal de individuos, usualmente de la misma especie, todos o la mayoría de los cuales se hallan en la misma fase de su ciclo vital, que mantienen activamente un contacto mutuo, y manifiestan, o pueden hacerlo en cualquier momento, actos organizados que son, como regla biológica, útiles para todos los miembros del grupo». Uno puede no estar de acuerdo con esta caracterización, añadiendo, quitando o modificando las calificaciones separadas; pero la argumentación semántica intuitiva ya ha nublado la «teoría» sobre el tema durante demasiado tiempo. La definición de Radakov, próxima al consenso, es más que adecuada para una descripción de las fuentes sustantivas corrientes.

A distancia, un cardumen de peces parece un gran organismo. Sus miembros, que van desde los dos o tres hasta millones, nadan en formaciones apretadas, girando e invirtiendo el sentido casi al unísono. Los sistemas de dominación, o no existen, o son tan débiles que tienen poca o ninguna influencia sobre la dinámica de todo el cardumen. Además, no existe un liderazgo consistente. Cuando el cardumen gira hacia la derecha o la izquierda, los individuos que primero estaban en los flancos quedan a la cabeza (véase la figura 21-1). El tamaño medio del cardumen oscila de acuerdo con la especie, así como el espaciado entre los miembros, su velocidad media y su forma en tres dimensiones (Breder, 1959; Pitcher, 1973). Aunque los peces estén por lo común alineados con precisión militar, mientras el grupo se halla en movimiento, asumen una orientación más al azar cuando descansan o comen. Sus alineaciones también varían de formas particulares cuando los peces son atacados por depredadores (véase la figura 21-2). El espaciado dentro del cardumen en movimiento está evidentemente determinado en gran medida, por la fuerza hidrodinámica. Los peces individuales tienden a adoptar posiciones donde se hallen lo más cerca posible de sus vecinos, sin sufrir pérdidas serias de eficacia debidas a las turbulencias creadas por los otros peces (Rosen, 1959; Breder, 1965; Shuleikin, 1968). Cada individuo genera un rastro de torbellinos que se extinguen detrás suyo. En la mayoría de cardúmenes, el espaciado de un lado a otro es ligeramente superior al doble de la distancia desde el flanco de un pez, hasta el borde exterior del rastro de torbellinos próximos a la zona de su producción. Es incluso posible para un pez moverse a lo largo de los bordes de los torbellinos durante cortas distancias, utilizando la energía gastada por los compañeros del cardumen que se hallan delante suyo. Pero la energía gastada no es la única consideración. Los cardúmenes se condensan a veces en lo que Breder ha denominado «manadas», y los cuerpos de los miembros realmente se tocan. Bajo algunas circunstancias, tales formaciones pueden ayudar a proteger a los peces individuales de los depredadores. Los jóvenes ciprínidos del género *Plotosus*, por ejemplo, se reúnen en una sólida bola cuando son molestados, con sus agudas aletas pectorales proyectándose en todas direcciones, como las

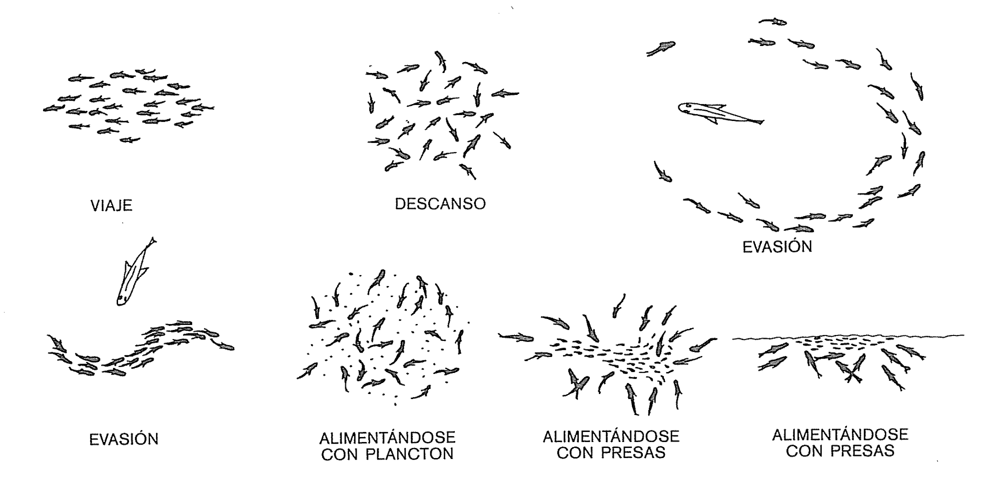


Figura 21-2
En aguas abiertas, los miembros de un cardumen de peces cambian sus alineaciones de acuerdo con las condiciones del ambiente. En general, la organización declina y el comportamiento se individualiza cuando los peces comen o descansan. (Modificación de Radakov, 1973.)

espinas de los cactos. En general, los peces tienden a formar los cardúmenes más compactos cuando están bien alimentados, y a aclararse y alinearse menos cuando están hambrientos. La modificación puede interpretarse como el sacrificio de algunas de las ventajas en la elusión de depredadores, a cambio de unas probabilidades superiores de hallar comida.

Experimentos extensivos por parte de Shaw y otros autores, han demostrado que la orientación de los peces individuales hacia su cardumen, es primariamente visual. *Menidia menidia* y *Atherina mochon,* exhiben las apropiadas reacciones optomotoras en los primeros días de su vida, y consiguen una alineación paralela poco después. *Menidia* criados en soledad aún forman cardúmenes, pero mucho menos fácilmente que los criados en grupo. *Trachurus symmetricus* ajustan su velocidad para igualarla a la de sus compañeros de cardumen, prestando gran atención a los que se hallan directamente a sus flancos (Hunter, 1969). La orientación también en parte es reotáctica: los peces tienden a nadar contra la corriente, y bordean los límites de los torbellinos. Ocasionalmente, los cardúmenes muestran algún grado de estructuración geométrica, y los peces que ocupan posiciones distintas dentro del mismo también observan en cierta medida, un comportamiento diferente. La lisa negrona o pardete *(Mugil cephalus)* migra desde la Costa del Golfo y costa este de los Estados Unidos hacia mar abierto, para reproducirse. Sus densos cardúmenes cambian constantemente de forma, adoptando con facilidad la de círculos, discos, elipses, triángulos, medias lunas y líneas. Los peces individuales también cambian constantemente de posición. Las zonas más densamente empaquetadas del final agitan el agua con movimientos al azar, y se rompen con frecuencia en subgrupos menores y divergentes que pueden volverse a reunir con el cardumen, o no. McFarland y Moss (1967) hallaron que la concentración de oxígeno ambiental disminuye de forma significativa desde el frente hacia atrás, en los grandes cardúmenes (véase la figura 21-3). Concluyeron que este factor sólo podría influir en los movimientos de agitación, en la escisión de la cola y en buena parte de los continuos cambios en la forma general del cardumen de lisas. En contraste, el pH del ambiente no pareció variar lo suficiente como para desempeñar un papel.

Las limitaciones hidrodinámicas también dictan el que los miembros de cada cardumen tengan aproximadamente el mismo tamaño. De hecho, la gama de tamaños raramente excede la proporción 1:0,6, donde la unidad representa el tamaño de los miembros mayores del cardumen (Breder, 1965). Si los peces pequeños intentan nadar con los mayores, es difícil que logren mantener la misma velocidad. Tampoco serían capaces de mantener las distancias interindividuales correctas necesarias

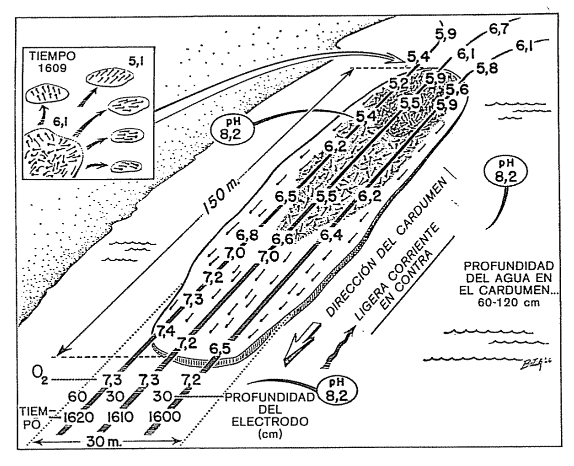


Figura 21-3

Estructura de un cardumen de mújoles. Los individuos de la retaguardia están más densamente agrupados en estas grandes formaciones migratorias. Agitan el agua nadando en diversas direcciones, lejos de la corriente principal, y como se ve en el recuadro, a menudo se escinden en subgrupos divergentes. Esta actividad causa un cambio continuo en la forma del cardumen y en las posiciones relativas de los miembros individuales. El comportamiento podría originarse en el descenso de la concentración de oxígeno del ambiente, documentada en este ejemplo en particular. El pH ambiental parece que permanece demasiado invariable como para jugar un papel significativo. (De McFarland y Moss, 1967; copyright © 1967 por la American Association for the Advancement of Science.)

para evitar los efectos retardadores de las turbulencias. Si los peces nadaran con compañeros de diversos tamaños, deberían reajustar constantemente el espaciado para acomodarse a los individuos más próximos a ellos en cada momento, maniobra quizás demasiado compleja de conseguir.

Muchos peces que forman cardúmenes de forma obligada, adoptan formas de comunicación con otras funciones aparte de la coordinación del movimiento. El carácido *Pristella riddlei,* una especie sudamericana de agua dulce, presenta una conspicua mancha negra en la aleta dorsal, que es agitada con rapidez arriba y abajo cuando el animal se alarma (Keenleyside, 1955). Las espectaculares bandas blancas y negras del cuerpo de *Dascyllus aruanus,* un pez del coral del Pacífico, sirven para atraer a los miembros del cardumen (Franzisket, 1960). Unas pocas especies, sobre todo aquellas que forman cardúmenes por la noche, usan sonidos como una aparente señal de contacto (Winn, 1964). Una sustancia de alarma *(Schreckstoff)* está presente en la piel de los ciprínidos, barbos y otros peces ostariofisios. Cuando un miembro del cardumen es lesionado, la liberación de esta sustancia en el agua provoca la dispersión de los demás (Pfeiffer, 1962; Tucker y Suzuki, 1972).

¿Por qué los peces forman cardúmenes en primer lugar? Obviamente, son capaces de hacerlo sólo cuando no están ligados a un territorio permanente. Las especies que invierten parte del tiempo, o todas sus vidas, comiendo en aguas abiertas, moviéndose de forma oportunista de un lugar a otro, son las que potencialmente pueden desarrollar un comportamiento de formación de cardúmenes. Es posible inferir los factores ecológicos que «liberan» a las especies de una existencia territorial, mediante el análisis comparativo de especies cuyo comportamiento territorial oscile en gran medida. Un ejemplo excelente es el contenido en el reciente estudio sobre los blenios del género *Hypsoblennius,* que ha sido realizado por Stephens y col. (1970).

A lo largo de la costa sur de California, dos especies dominantes ocupan zonas casi exclusivas: *H. jenkinsi* se limita a los lechos de mejillones, madrigueras de moluscos y tubos de gusanos de la zona submareal, mientras que *H. gilberti* se da por encima de la anterior, en la zona intermareal, ocupando los pozos de entre las rocas poco profundas, y vagabundea ampliamente a través de la zona intermareal y puntos adyacentes submareales a marea alta. Puede deducirse razonablemente que ambas especies se desplazan de forma competitiva. El ambiente más estable y predecible de *jenkinsi* permite que los adultos permanezcan a una distancia de 1 m de sus refugios, defendiendo este territorio arduamente contra otros *Hypsoblennius. H. gilberti,* en contraste, se ve forzado a alejarse hasta 15 m de su refugio base para alimentarse. Sólo puede defender esta superior área de actividad en una forma débil, de poder hacerlo en alguna medida. El comportamiento de formación de cardúmenes es muy posible que evolucionara a partir de una estrategia tan oportunista. Lo que hace falta son condiciones que separen a los individuos de sus refugios, y que hagan más ventajoso para los peces el migrar continuamente de un lado a otro. La evolución inversa, es decir, partiendo de la formación de cardúmenes nómadas llegar a la solitaria ocupación de territorios, es igualmente plausible. Algunas especies, como los gasterósteos, alternan ambos comportamientos en el mismo ciclo vital, partiendo de los cardúmenes con los que se buscan la comida para llegar, al principio de la época de celo, al establecimiento de territorios.

El nomadismo es una condición necesaria para la evolución del comportamiento de formación de cardúmenes, pero no suficiente. Tampoco puede considerarse que ningún otro imperativo ecológico sea un factor primario. La formación de cardúmenes es un fenómeno altamente ecléctico que se ha originado de forma independiente en numerosos grupos filogenéticamente distintos (Shaw, 1962). Quizás 2000 especies marinas forman cardúmenes. La mayoría de ellas pertenecen a tres órdenes que abarcan a los peces más abundantes del mar: Clupeiformes, o arenques; Mugiliformes, que incluye a lisas, aterínidos

y formas relacionadas; y Perciformes, que incluye a carángidos, pámpanos, pomátomos saltadores de América, caballas, atunes, y pargos y roncos que ocasionalmente forman cardúmenes. Un solo orden de agua dulce, el de los Cypriniformes, contiene otras 2000 especies que forman cardúmenes. Incluye a los ciprinos de agua dulce y a los caracinos. Es apabullante ahora la evidencia de que el comportamiento reporta diversas ventajas, y que éstas se aplican por separado o en combinaciones de acuerdo con la especie.

1. *Protección contra los depredadores.* Los mayores y más distintivos cambios en el comportamiento de formación de cardúmenes se producen cuando los peces se enfrentan con un depredador. Algunas especies, como los gasteróseos y los barbos, cierran filas. La mayoría se echan a un lado, formando a menudo un ángulo agudo con la trayectoria primitiva. Otros, como los bolos del género *Ammodytes*, escapan sólo a corta distancia antes de reagruparse para formar un círculo alrededor del depredador. Si el pez mayor carga, los *Ammodytes* giran hacia otro lado, cerrando entonces filas para rodearlo de nuevo (Kühlmann y Karst, 1967). Radakov observó que cuando los cardúmenes del pez del Caribe *Atherinomorus stipes* se enfrentan con un estímulo que los asuste, una «onda de perturbación» recorre el cardumen a una velocidad superior al movimiento de los peces por separado. La intensidad de la onda disminuye con la distancia, por lo que la respuesta a estímulos más débiles puede ser localizada dentro del cardumen. Estas y observaciones similares han llevado a que Parr e investigadores posteriores sugirieran que, el cardumen se comporta de una manera que confunde al depredador. El efecto presumiblemente disminuya la tasa de capturas individuales por debajo de la que prevalecería, en el caso de que los peces no estuvieran coordinados. También es probable que el cardumen como un todo, pueda detectar a los depredadores con más rapidez que un pez aislado, dando así a los miembros superiores probabilidades de escapar. Las evidencias directas sobre estos puntos son escasas, pero recientemente S. R. Neil (citado por Pitcher, 1973) halló que bajo condiciones de laboratorio, los lucios y percas atacantes tienen menos éxito tratándose de cardúmenes que de presas solitarias. Williams (1966a) ha apuntado que la tendencia de los peces a buscar refugio promoverá la cohesión de los cardúmenes. Debido a que es relativamente peligroso nadar aparte del cardumen, o incluso por sus bordes, cada pez exhibe una marcada tendencia a dirigirse hacia el centro del mismo. El resultado es que los peces de un cardumen avanzan con un constante repliegue hacia el interior de la vanguardia; unos pocos se aventuran hacia adelante por cortas distancias, mientras los otros se les reúnen por detrás, pero vuelven hacia atrás para abandonar el liderazgo. Otra manera de formar cardúmenes que podría confundir a los depredadores, es la de reducir a las poblaciones totales a un menor número de puntos en el espacio. A no ser que el depredador pueda seguir los cardúmenes durante largos intervalos, su tasa de alimentación es probable que realmente disminuya (Brock y Riffenburgh, 1960). Bajo estas circunstancias, el depredador que desarrolle una especial habilidad para localizar y seguir los cardúmenes, disfrutará de especiales ventajas. Los animales grandes también utilizan a las presas que de otra forma, serían demasiado pequeñas como para servir de adecuado alimento. Por ejemplo, Bullis (1960) observó a un gran tiburón de morro blanco llevándose bocados de *Polydactylus* de un denso cardumen, como si se estuviera comiendo una manzana. El mismo cardumen fue atacado por pájaros bobos, que flotaban en el agua por encima de él, y que descendieron para tomar bocados de los pequeños peces.

2. *Mejora en la capacidad de alimentación.* Al menos en teoría, los miembros individuales del cardumen pueden aprovecharse de los descubrimientos, así como de las experiencias previas de todos los miembros restantes durante la búsqueda de alimento. Esta ventaja fue documentada con anterioridad en relación con las bandadas de pájaros (véanse los capítulos 3 y 17). Puede llegar a ser decisivo, sopesando las desventajas de la competición por las materias nutritivas, cuando los recursos están impredeciblemente distribuidos por zonas. Así pues, los grandes peces que hacen presa en los cardúmenes de peces menores o en cefalópodos, podría esperarse que cazaran en grupo sólo por este motivo. De hecho, muchos de los mayores depredadores, que tienen motivos para temer la depredación ellos mismos, se reúnen en cardúmenes. En experimentos de laboratorio puede demostrarse que, el beneficio de pertenecer a un cardumen es un aumento de eficacia en la búsqueda. O'Connell (1960) condicionó a un grupo de sardinas del Pacífico *(Sardinops caerulea)* para que buscasen residuos de alimentos, como respuesta a una señal luminosa de 5 segundos. La rapidez y el vigor de la respuesta aumentaron establemente en experimentos repetidos, y no disminuyeron por la sustitución de peces no condicionados en un 41 % del cardumen. Los recién llegados buscaron, en aparente respuesta a la actividad de los otros.

3. *Conservación de la energía.* Como ya se ha mencionado antes, los peces de los cardúmenes pueden ir por los lados de los torbellinos creados por los miembros que les preceden, utilizando así una energía que de otra forma se perdería mientras conservan la suya propia. También es posible que se retenga calor por agrupamiento, importante consideración para las especies de sangre fría. Hergenrader y Hasler (1967) hallaron que, cuando las temperaturas descienden a 0-5 °C en el lago Mendota de Wisconsin, los individuos solitarios de *Perca flavescens* se desplazan a una velocidad que es la mitad de la que alcanzan cuando lo hacen en cardúmenes.

4. *Facilitación reproductiva.* Las especies piscícolas que se distribuyen ampliamente por aguas abiertas, presentan unas densidades de población muy por debajo de las especies que permanecen en hábitats especiales del fondo. El formar parte de cardúmenes facilita casi con toda certeza que los individuos hallen parejas o que desoven cerca de otros, pero que esto represente una ventaja suficiente como para causar la formación de cardúmenes, es algo que no puede decidirse basándonos en las pruebas existentes.

EL COMPORTAMIENTO SOCIAL DE LAS RANAS

La popular imagen de las ranas y de otros anuros, mantenida incluso por muchos zoólogos, es la de unas criaturas simples que llevan una existencia monótona y solitaria, sólo interrumpida por breves momentos de cortejo y desove. De hecho, las vidas de cientos de especies de anuros son enormemente diversas. Aun cuando una gran mayoría sigan la secuencia acuática básica huevo-renacuajo-adulto, los acontecimientos a menudo comportan una elaborada comunicación, e incluso una organización social temporal de los grupos en reproducción. Además, se han producido profundos cambios en el ciclo vital, especialmente entre formas tropicales. Algunas especies llevan a los renacuajos sobre el dorso o en el saco bucal de la madre, y otras construyen nidos en la vegetación que bordea las corrientes, por lo que los renacuajos pueden meterse en el agua cuando nacen. Hay otras que incluso omiten la fase de renacuajo. Cada adaptación se ve acompañada de modificaciones en la comunicación sexual y en los papeles de los sexos.

La territorialidad es regla en las familias Dendrobatidae, Hylidae, Leptodactylidae, Pipidae y Ranidae (Sexton, 1962; Duellman, 1966; Bunnell, 1973). Hacia el ocaso, los machos de la rana mugidora *(Rana catesbeiana)* abandonan sus refugios y toman posiciones de canto en el agua, donde adoptan una característica posición flotante elevada hinchando los pulmones por completo con aire. Esto expone el área gular, de un brillante color amarillo, que puede servir de señal visual suplementaria cuando las ranas emiten sus cantos graves. Si un macho se aproxima a otro a menos de unos 6 m, el residente emite un sonido que parece hipo, agudo y en staccato, mientras avanza hasta una corta distancia del intruso. La mayoría de las veces, este último se retira. De no ser así, las dos ranas entran en combate. Una puede saltar sobre la otra obligándola a marcharse. Más comúnmente, sin embargo, ambos machos luchan frente a frente, con las patas delanteras puestas alrededor del contrincante, empujando con violencia con las traseras, hasta que uno de ellos es puesto de espaldas (S. T. Emlen, 1968). En los Dendrobatidae se producen encuentros muy similares, y también defienden territorios en tierra (véase la figura 21-4).

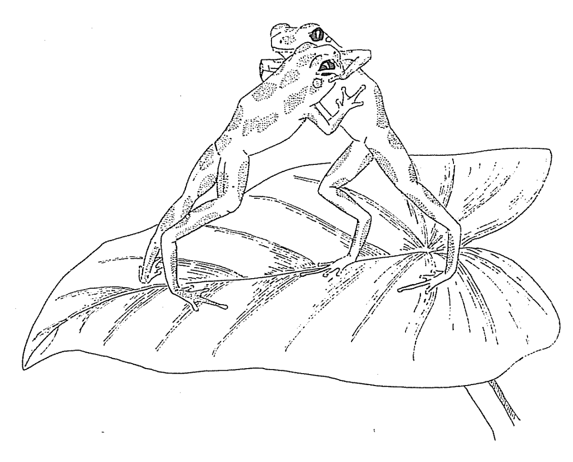


Figura 21-4
Machos de una rana tropical (Dendrobates galindoi) *que luchan por la posesión de un territorio. La mayoría de las veces, el espaciado se mantiene gracias a repetidas llamadas. (De Duellman, 1966.)*

La evolución del comportamiento social en las ranas y en otros anfibios, se ha desarrollado durante la transición de una existencia acuática a una terrestre. Una huida parcial del agua ha sido conseguida por numerosas líneas filéticas de ranas de forma independiente, en diversos grados y con la ayuda de diversas alteraciones en la historia vital. Jameson (1957) ha identificado cuatro tendencias paralelas, que parecen representar coadaptaciones con un aumento de la existencia terrestre: 1) transferencia de buena parte o de la totalidad de los comportamientos de cortejo y desove, de los lugares acuáticos a los terrestres; 2) aposición de las cloacas durante la puesta de los huevos; 3) papel creciente de la hembra en el cortejo; y 4) cuidado creciente de los huevos por parte de uno u otro sexo. Los papeles cambiantes de ambos sexos en el cortejo es una cuestión particularmente interesante. El macho de la primitiva rana rabuda *Ascaphus truei* no puede emitir sonidos y debe buscar a la pasiva hembra. Utiliza un órgano introductor para fertilizar los huevos. En este caso, sin embargo, una morfología básica puede que no signifique un comportamiento sexual también básico. La condición más primitiva parece estar representada por formas que se reproducen en hábitats puramente acuáticos, como en *Bombina, Xenopus, Scaphiopus* y la mayoría de especies de *Bufo*. Los machos, que a veces forman agregaciones y en otras ocasiones se espacian en territorios permanentes, atraen a las hembras hacia los lugares de apareamiento mediante el uso de cantos distintivos. Los machos de algunas especies de *Scaphiopus* son extremadamente activos, y persiguen a cualquier hembra tan pronto es observada. Los de otras formas, incluyendo a *Bufo, Rana, Rhacophorus* y *Syrrhophus,* persiguen a una pareja potencial sólo cuando ésta se aproxima mucho. Algunos *Scaphiopus, Gastrophryne* e *Hyla,* deben ser tocados por la hembra antes de que cesen de cantar e inicien la siguiente fase del cortejo. En el paso final de esta secuencia, las hembras de *Dendrobates* persiguen a los machos, mientras éstos se mueven alrededor y siguen cantando. No se ha establecido ninguna correlación ecológica de la tendencia evolutiva. La teoría corriente de la selección sexual, presentada en el capítulo 15, sugeriría que los machos son perseguidos cuando proporcionan

los siguientes cuidados parentales, como para que constituyan un recurso limitante para las hembras. Podría ser significativo que los machos de *Dendrobates* reciban los huevos de las hembras en lugares terrestres, y más tarde transporten a los renacuajos hasta el agua.

Cuando los machos se reúnen para cantar a coro, están formando en realidad leks como en el caso de las aves. Los sonidos del grupo llegan mucho más lejos, y pueden mantenerse con una continuidad superior que si se tratara de un solo macho. El miembro de un coro se supone que tendrá más oportunidades de hallar una pareja, que si estuviera cantando en algún otro lado, solo y en competencia con el grupo. Los coros se forman típicamente en especies que se reproducen en las charcas debidas a la lluvia, así como en lugares con agua dulce temporalmente llenados por ésta. Producen algunos de los sonidos más espectaculares de la Naturaleza. Los lamentos de miles de *Scaphiopus* en las cunetas de una carretera de Florida, en la intensa oscuridad de una cálida noche de verano, nos trae a la memoria los niveles inferiores del infierno. Podría contraponerse a corta distancia con el suave gorjeo de *Hyla avivoca*, o con el agudo y metálico timbreo de *Pseudacris ornata*. Los coros de ranas de Sudamérica están formados en ocasiones por mezclas de especies que parecen de locura.

En 1949, C. J. Goin hizo el sorprendente descubrimiento de que los machos de *Hyla crucifer* cantan en tríos, y que cada coro está compuesto por numerosas formaciones de tres. Desde entonces se han reconocido dúos, tríos y hasta cuartetos, en otras especies de *Hyla, Centrolenella, Engystomops, Gastrophryne, Pternohyla* y *Smilisca*, que representan líneas independientes de evolución en diversas familias de batracios (Duellman, 1967). Los machos del género leptodactílido *Eleutherodactylus*, permanecen dentro de sus áreas de actividad mientras ejecutan dúos con sus vecinos (Jameson, 1954; Lemon, 1971b). Los dúos consisten en la alternación de notas entre individuos, a menudo con intervalos precisos. La eliminación de uno de los miembros causa una disrupción en el canto del otro, aunque Lemon demostró que es posible sustituir al miembro perdido por una cinta magnetofónica. Si el compañero de una rana deja de cantar mientras se halla muy estimulada, puede cambiar de sitio mientras emite cantos ocasionales, en un intento aparente de encontrar a un nuevo compañero (Duellman, 1967). Existen algunas pruebas de dominación dentro de los grupos pequeños, rasgo que también caracteriza a los sistemas de anidamiento y cortejo en las aves. Cuando Duellman retiró a los miembros más escandalosos de cada uno de una serie de tríos de la rana centroamericana *Centrolenella fleischmanni*, los dos supervivientes permanecieron en silencio durante un rato, y luego sólo cantaron de forma esporádica. Cuando los miembros «subordinados» fueron los eliminados, el líder siguió cantando aproximadamente en la misma proporción. Brattstrom (1962) halló que el líder de grupos de *Engystomops pustulosus*, no sólo inicia la mayoría de secuencias, sino que también tiene los mayores éxitos en el apareamiento. También es posible que unos grupos sean los cabecillas de otros, como lo notó Duellman en *Smilisca baudini*. El líder del dúo da una nota (un característico ¡uonc!), hace una pausa y da una nueva nota o una serie de dos o tres. Si su compañero no responde, espera varios minutos y repite la invitación. Cuando la segunda rana empieza a cantar, la pareja intercambia entonces notas, con una rápida y precisa alternancia. De forma típica, otras parejas próximas se les unen hasta que todo el coro canta (véase la figura 21-5). Periódicamente, toda la agregación para de improviso, para ser reactivada poco después por la pareja directora.

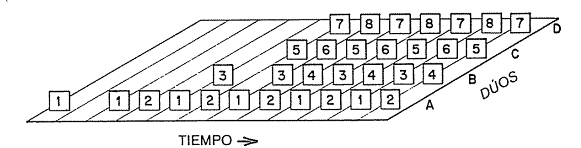


Figura 21-5
Secuencia de llamadas de cuatro parejas de machos de Smilisca baudini, *cada una de las cuales canta en dúos de notas que se alternan rápidamente. Las ocho ranas se designan por números y las parejas por letras, a lo largo del borde del plano. La pareja directora (individuos 1 y 2) usualmente iniciaba los coros que sirven para atraer a las hembras. (Modificación de Duellman, 1967.)*

EL COMPORTAMIENTO SOCIAL DE LOS REPTILES

El comportamiento de los reptiles ha sido poco explorado, en comparación con el de las aves y mamíferos. Aunque parte de las razones sean la tendencia a la ocultación de los animales, el factor principal es que sus comportamientos tienden a reducirse marcadamente en cautividad. La experiencia de Tinkle con *Uta stansburiana* es típica. Al ser transferidos al laboratorio, sus lagartos experimentaron una aguda disminución en sus comportamientos agresivo y sexual normales, llegando a ser frecuentes los apareamientos homosexuales, jamás observados en la vida silvestre (Tinkle, 1967). Es una creencia común el que los reptiles carezcan de complejidad en todos los aspectos de su comportamiento y que su inteligencia sea relativamente escasa. Pero, según han hallado Brattstrom (1974) y otros, este concepto está basado en observaciones de animales cautivos mantenidos en jaulas, con interiores fríos y demasiado simples. Cuando las temperaturas son cuidadosamente elevadas hasta los niveles preferidos por las poblaciones salvajes, que a menudo son sorprendentemente altas, las actuaciones de los animales mejoran de forma drástica. En estudios anteriores, por ejemplo, algunos saurios empleaban unos 300 intentos antes de conocer un simple laberinto en forma de T. Emplazados en las temperaturas normales determinadas por las mediciones de

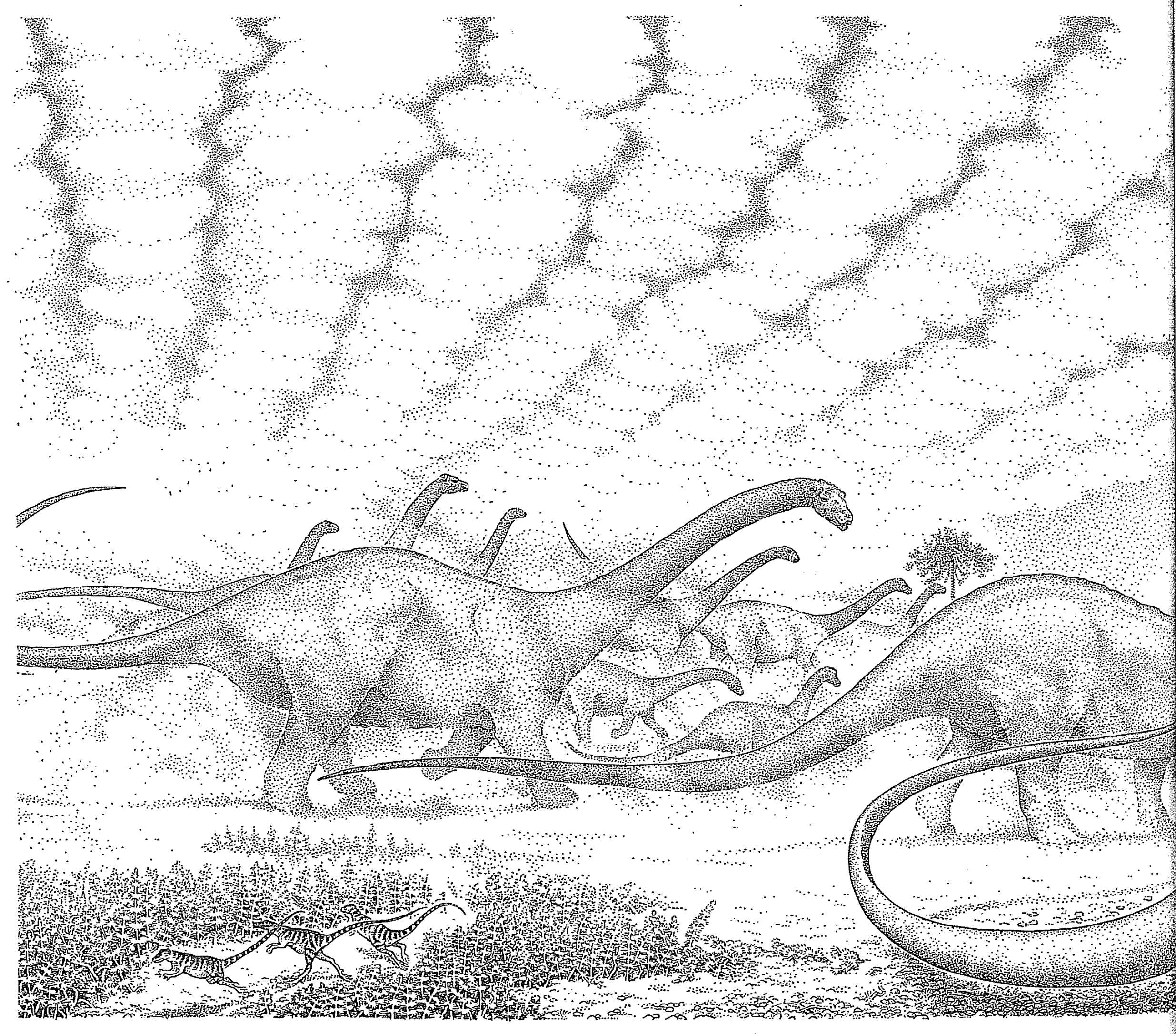
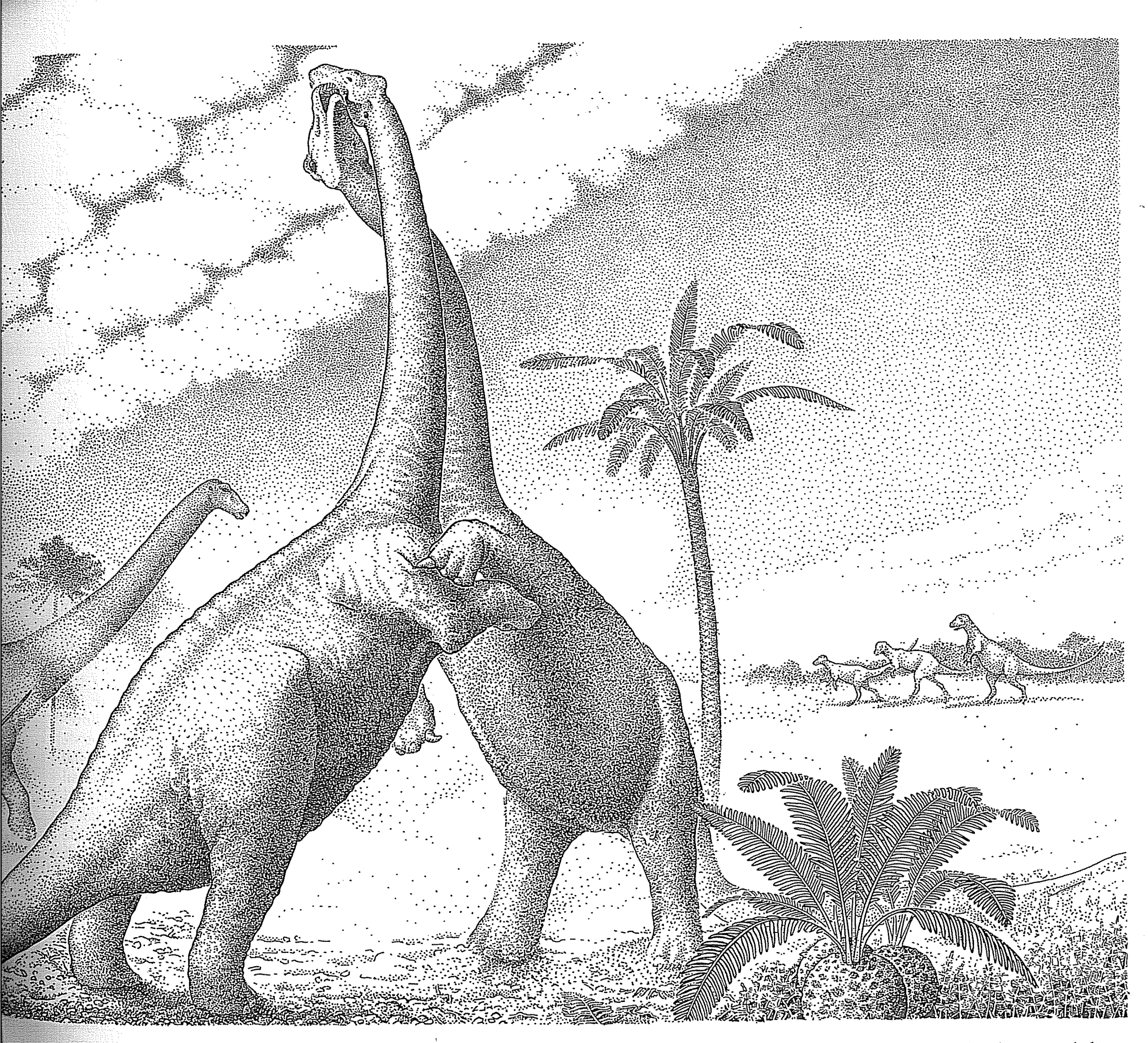


Figura 21-6

Una especulación concerniente a la vida social de los dinosaurios. El hábitat reconstruido es una llanura aluvial seca de Wyoming, a finales del Jurásico. Los grandes dinosaurios saurópodos son Diplodocus. *Debido a que fueron los equivalentes ecológicos más próximos a los modernos ungulados de las llanuras y a los elefantes, se les ha asignado arbitrariamente la misma organización social que en los elefantes. Una manada de hembras y jóvenes avanza procedente de la izquierda, conducida por una vieja matriarca. En la parte delantera, dos machos luchan por la dominación, enlazando sus cuellos como las jirafas y arañándose con sus alargadas uñas medias. Los* Diplodocus *se contaban entre los mayores de todos los dinosaurios; los adultos alcanzaban*



30 metros de longitud, una altura de 4 metros hasta la cruz, y podían extender sus cabezas hasta 10 metros en el aire cuando se apoyaban sobre sus cuartos traseros. Aquí se representan como ágiles animales de terreno abierto, y no como las perezosas formas acuáticas del tipo popularizado en la literatura más antigua. Una «jauría» de dinosaurios carnívoros, Allosaurus, *puede verse al fondo y a la derecha. A la izquierda se halla un pequeño grupo de dinosaurios bípedos que se desliza a través de un herbaje de colas de caballo. Otras plantas características son la cicadínea* Williamsonia, *la planta parecida a una palmera de la derecha, una auténtica cicada frente a ella, y los pinos araucarios del fondo. (Dibujo de Sarah Landry; basado en Robert T. Bakker, 1968, 1971, y comunicación personal, y John H. Ostrum, 1972.)*

campo, otros individuos ejecutan tareas parecidas en 15 intentos o menos. Los saurios pueden incluso ser entrenados para presionar una barra y obtener más calor en sus jaulas. Repertorios enteros de comportamiento social dependen no sólo de adecuadas temperaturas, sino también del emplazamiento de las rocas, plantas y otros objetos de las jaulas, que estimulen el ambiente visual en tres dimensiones al que las especies están adaptadas.

La imagen que está empezando a surgir sobre la vida social de los reptiles es de una considerable diversidad entre especies, con algunos destellos de sofisticación. La complejidad media del comportamiento social probablemente esté por debajo de los mamíferos y de las aves. Es decir, muchas más especies son estrictamente solitarias, mientras que muy pocas poseen sistemas sociales que incluso se aproximen a los grados evolutivos medios de estos dos otros grupos de vertebrados. No obstante, entre los reptiles se encuentra una sorprendente gama de adaptaciones, algunas de ellas avanzadas incluso para los mamíferos.

Consideremos el área de actividad y la territorialidad. Como en los restantes vertebrados, estos fenómenos son muy lábiles. Entre los saurios pueden detectarse amplias bases ecológicas bajo la forma de tendencia de la tierra. La mayoría de miembros de las familias Agamidae, Chamaeleontidae, Gekkonidae e Iguanidae, se establecen y esperan a sus presas, a menudo en situaciones expuestas, confiando mucho en sus facultades ópticas. También tienden a ser territoriales, vigilando constantemente sus dominios y expulsando a los invasores de la misma especie con señales visuales. En contraste, miembros de los Lacertidae, Scincidae, Teiidae y Varanidae, buscan la comida en lugares donde la visión está obstruida. Muchos hociquean por el suelo y la hojarasca, dependiendo en gran medida de las facultades olfativas. Es probable que, como consecuencia de este comportamiento, sus áreas de actividad se solapen ampliamente. De existir territorios, éstos son espacio-temporales. También existe una considerable variación en el uso de la tierra dentro de las especies. En las iguanas de Galápagos, tanto marinas como terrestres, la defensa territorial está limitada a la época de celo. En *Uta stansburiana,* oscila en cuanto a forma e intensidad, entre localidades. Conocemos muchos casos de variación dependiente de la densidad entre la estricta territorialidad en un extremo y la coexistencia de adultos organizados según jerarquías de dominación en el otro. Cuando las iguanas negras *(Ctenosaura pectinata)* se dan en hábitats menos perturbados, con lo que los individuos pueden esparcirse, cada macho solitario adulto defiende un territorio bien definido. Evans (1951) encontró una población en México que estaba comprimida sobre la pared rocosa de un cementerio. Durante el día, los saurios marchaban hacia los campos cultivados adyacentes para comer. En el refugio de la pared rocosa no había suficiente espacio como para soportar territorios múltiples, aun cuando el suministro de alimentos de los campos bastara para mantener a una población de considerable tamaño. El resultado fue que los machos se organizaban según una jerarquía de dominación que incluía a dos de ellos. El macho jefe era realmente un tirano. Patrullaba por sus dominios con regularidad, abriendo sus fauces para amenazar a cualquier rival que intentara refugiarse en alguna grieta. Cada subordinado poseía un pequeño espacio que defendía contra todos, excepto contra el tirano. Durante el estudio de una especie próxima, *C. hemilopha,* Brattstrom (1974) fue capaz de simular esta transición en el laboratorio. Cuando cinco machos fueron colocados en una gran jaula con cuatro montones de piedras, los cuatro individuos mayores tomaron posesión cada uno de uno de ellos. Cuando los cuatro montones fueron reunidos en uno, los saurios formaron una jerarquía de dominación basada en el tamaño. La ascensión entre la territorialidad y las jerarquías de dominación, no depende invariablemente de una densidad cambiante. En *Anolis aeneus,* el factor principal parece ser el espesor de la cobertura, formándose jerarquías en la vegetación densa (Stamps, 1973). La posición de las poblaciones de *Uta stansburiana* en la escala es evidentemente el resultado de diversas listas de mortalidad y grados de selección de *r* (Tinkle, 1967).

Las ostentaciones de los reptiles asociados con la agresión y el cortejo son de una complejidad intermedia entre la de los batracios, y la de las aves. En base a los estudios intensivos de Kästle (1963), se distinguieron cuatro tipos primarios en el anolis *Norops auratus,* mientras que Rand (1967b) registró siete en *Anolis lineatopus.* El comportamiento sumiso está casi tan bien desarrollado como las muestras de amenaza, y en algunos casos permite la coexistencia de dos o más animales. Los machos subordinados de *Amphibolurus barbatus,* un saurio australiano perteneciente a los agámidos, detienen las amenazas de sus superiores apretando sus cuerpos contra el suelo y balanceando una de sus patas delanteras con un movimiento característico. Por este medio, son capaces de atravesar libremente los territorios de los machos dominantes. Los machos de *Amphibolurus reticulatus* del lago Eyre, utilizan una señal incluso más curiosa. Se echan sobre sus espaldas y esperan a que pase el tirano (Brattstrom, 1974). La tortuga del desierto *Gopherus agassizi,* del sudoeste de los Estados Unidos, puede que haya avanzado un paso más en los sistemas de dominación. Los machos pelean esforzadamente, deteniéndose sólo cuando uno de los rivales se retira o es puesto panza arriba. Esta postura significa una amenaza de muerte para una tortuga; no puede ponerse con facilidad en la postura correcta por sí misma, viéndose en peligro de sobrecalentamiento por el sol. De acuerdo con Patterson (1971), el perdedor emite un sonido característico que induce al ganador a ponerlo en la posición correcta.

La mayor parte de sistemas de dominación de los reptiles, no parecen ser más que formas transmutadas de hegemonía territorial, con un tirano que permite la existencia de unos pocos subordinados en sus dominios. Los subordinados raramente se organizan. Hay una excepción en *Anolis aeneus.* Muchas hembras viven en los territorios de un solo macho, distribuyéndose a sí mismas en jerarquías compuestas al menos de tres niveles (Stamps, 1973).

Es común que los saurios machos toleren a múltiples hembras en sus territorios. Esta forma de poliginia ha sido registrada en el gecónido *Gehyra* y en los iguánidos *Anolis, Amblyrhynchus, Chalarodon* y *Tropidurus*. Tales asociaciones, sin embargo, no son auténticos harenes en el sentido estricto aplicado a aves y mamíferos. Las hembras son toleradas, pero no específicamente reclutadas o defendidas. La mayor aproximación a un auténtico harén es la de *Sauromalus obesus*, un gran saurio herbívoro del sudoeste de los Estados Unidos (Berry, 1971). Los machos tiranos mantienen grandes territorios, dentro de los cuales los machos subordinados pueden mantener restringidos territorios propios, en las vecindades de los montones de rocas y en los puntos asoleados. Las hembras también tienen territorios dentro del dominio del tirano, que son mayores que los de los machos subordinados. Durante la época de celo, el tirano visita a cada hembra diariamente, restringiendo a los otros machos a sus territorios. Sólo él se aparea con las hembras.

El cuidado parental está generalmente poco desarrollado en los reptiles. Ha sido observado tanto en cautividad como en estado salvaje, en la cobra real *Ophiophagus hannah*, por Oliver (1956). Las hembras construyen nidos y los defienden contra los intrusos, lo que hace que estas grandes serpientes sean especialmente peligrosas para el hombre. Ya que las serpientes son los reptiles menos sociables, este comportamiento único es muy notable, lo que hace que esta especie sea muy prometedora en futuras investigaciones de campo. También podría parecer sorprendente que las formas más avanzadas de cuidado parental sean practicadas por los crocodilianos-aligátores, cocodrilos, caimanes y formas relacionadas. Las hembras de las 21 especies vivientes, depositan sus huevos en nidos, y los defienden contra los intrusos (Greer, 1971). El comportamiento más primitivo es el de anidar en agujeros, y lo emplean los gariales y 7 especies de cocodrilos. Los crocodilianos restantes, incluyendo a aligátores, caimanes, tomistomas y restantes cocodrilos, construyen nidos en forma de montículo con hojas, palitos y otros escombros. Los montículos sirven para mantener a los huevos por encima de las crecidas de las aguas, y probablemente también generen un calor suplementario por descomposición. Poco antes de la eclosión, los jóvenes emiten agudos gruñidos, particularmente al ser molestados por movimientos cercanos. La respuesta de la madre es la de empezar a quitar materiales de la cúspide del nido. Su ayuda es probablemente esencial para la salida de los jóvenes en muchos casos, pues la capa externa del nido es cocida por el sol hasta formar una costra dura, después de que los huevos hayan sido enterrados. Al menos en algunas especies, la madre también conduce a los jóvenes hasta el borde del agua, protegiéndolos después durante diversos períodos.

Los crocodilianos y los arcosauros, son los últimos sobrevivientes del grupo de reptiles dominantes que imperaron sobre la fauna vertebrada terrestre del Mesozoico. Ya que ellos practican una forma relativamente sofisticada de cuidado materno, es muy razonable preguntar si los dinosaurios, sus distantes parientes, vivían en grupos sociales. Existen algunos fragmentos de pruebas que indican que éste hubiera podido ser el caso de al menos algunas especies. La célebre captura de huevos de *Protoceratops*, descubierta en 1922 en la expedición a Mongolia del American Museum of Natural History, parecían haber sido enterrados en un nido de arena, quizás no muy diferente de los nidos en agujeros de los crocodilianos modernos. Más significativas son, sin embargo, las huellas de dinosaurios y rastros de caminos, descubiertas en Texas y Massachusetts (Bakker, 1968; Ostrom, 1972). Los animales que los hicieron parece que pasaron en grupos, dejando apretadas hileras de sus pasos. En Davenport Ranch, Texas, 30 animales parecidos a los brontosaurios evidentemente avanzaron como una manada organizada. Las impresiones mayores sólo se dan en la periferia del camino, mientras que las menores, cerca del centro. Además, los grandes dinosaurios devoradores de plantas puede que no hubieran sido las criaturas estúpidas y perezosas que nos describen los relatos populares del pasado. Bakker (1968, 1971) ha argüido, basándose en principios fisiológicos muy generales y en nuevas reconstrucciones anatómicas, que muchas de las especies eran de porte erecto, homeotermas, y de movimientos veloces. Las manadas de brontosaurios y de ornitisquios pudieran haber vagado por las secas llanuras y bosques abiertos, como lo hacen los antílopes, rinocerontes y elefantes de nuestros días. En la figura 21-6, Sarah Landry y yo nos hemos tomado la libertad de reconstruir esta escena. Los animales mostrados son *Diplodocus*. Ya que se contaban entre los dinosaurios mayores, les hemos asignado la misma organización social que a los elefantes de África.

Capítulo 22

Las aves

Las aves son los vertebrados que más se parecen a los insectos, en cuanto a los detalles de su vida social. Unas pocas especies, incluyendo a las aves parecidas a los tejedores *Bubalornis albirostris* y *Philetairus socius*, el estornino *Creatophora cinerea*, *Dulus dominicus* del oeste de la India, y la cotorra gris argentina *Myiopsitta monachus*, construyen nidos comunales en los que cada pareja ocupa una cámara privada y cría a su propia descendencia. La ventaja de colaborar hasta este punto parece residir en la mejora de la defensa contra los depredadores (Lack, 1968). En el lenguaje entomológico, estas aves forman grupos comunales. Hallan un paralelo muy próximo en ciertas especies de abejas, incluyendo a *Augochloropsis diversipennis*, *Lasioglossum ohei* y *Pseudagapostemon divaricatus* (Michener, 1974). Los insectos en la etapa comunal se consideran en la ruta «parasocial» de la evolución, que eventualmente puede conducir a colonias totalmente desarrolladas, con castas estériles. El anidamiento comunal se diferencia de la crianza cooperativa, en que más de una pareja de adultos se unen en el mismo nido para criar juntos a los jóvenes. En muchas especies de aves, ciertos individuos conocidos como ayudantes, cooperan en la crianza de los jóvenes ajenos, y no ponen huevos propios. Este exceso es notablemente parecido al de los insectos. Cuando los ayudantes se unen a los criadores muy al principio, como sucede en el caso del mito *(Aegithalos caudatus)*, la especie se parece a las avispas y abejas «semisociales», que también se hallan en la ruta parasocial. Cuando los ayudantes están representados por descendientes anteriores, que permanecen con los padres en el lugar de anidamiento, como en el caso de los arrendajos sociales, los entomólogos clasificarían a la especie como «subsocial avanzada», igualmente bien a lo largo de la ruta subsocial alternativa de la evolución. El que la distinción entre estados parasociales y eusociales demuestre ser tan útil en el estudio de las aves como lo ha sido en entomología, o no, no niega el hecho de que la presencia de ayudantes constituya un avanzado rasgo social según los cánones entomológicos. Para alcanzar el nivel de las hormigas y termes, sólo se precisaría que evolucionara una «casta» de ayudantes, cuyos miembros permanecieran permanentemente en sus funciones. Las aves ayudantes tienen una plena capacidad reproductora y están dispuestas a iniciar sus propios nidos en cuanto surja la oportunidad.

El parecido entre aves e insectos no se detiene en la comparación de los estadios de evolución social. Las aves también son los únicos vertebrados con auténticos parásitos sociales. Además, la forma del comportamiento —parasitismo de la descendencia— se parece al parasitismo social temporal de las hormigas en muchos detalles. Las aves no han llevado la tendencia a los extremos de los insectos, pero unas pocas especies ocupan posiciones intermedias avanzadas según los cánones de los insectos. Para más información sobre estos fenómenos, remitimos al lector al capítulo 17.

La razón de estas semejanzas reside, creo, en el sistema de cuidado parental compartido por ambos grupos. Las aves, al igual que los insectos presociales y sociales, proporcionan

un extenso cuidado parental que requiere repetidas expediciones en búsqueda de alimento para los jóvenes. En la gran mayoría de especies de aves con crianza cooperativa, así como en las que son huéspedes de los parásitos de la descendencia, los jóvenes son altriciales —indefensos cuando nacen— y deben mantenerse en nidos especialmente construidos. La unión de estos dos factores parece ser la base de la ampliamente extendida incidencia de vínculos entre los dos progenitores, relación relativamente infrecuente en otros grupos de vertebrados. El estadio se inicia por parte de los hermanos mayores y otros familiares, para mejorar su eficacia biológica inclusiva ayudando a sus padres, y en segundo lugar, para que las formas parásitas exploten el proceso insertando sus huevos en los nidos. El parasitismo puede promoverse más debido al anonimato relativo de los jóvenes altriciales, y a lo estereotipado de la comunicación entre ellos y los padres.

El lector ya sabe ahora que los *elementos* del comportamiento social en las aves, han jugado un gran papel en el desarrollo de los principios generales de la Sociobiología. En particular, el significado adaptativo de las agregaciones ha sido analizado con especial referencia a las bandadas de pájaros (véanse los capítulos 3 y 17), mientras que el estudio de la comunicación —y con ello la superior disciplina de la Etología— se ha basado en gran medida en las aves (capítulos 8-10). Éstas proporcionan buena parte de la documentación relativa a la territorialidad y a la dominación (capítulos 12-13), al control endocrino de los comportamientos reproductivo y agresivo (capítulos 7 y 11), al comportamiento sexual, con especial referencia al anidamiento colonial y a la poligamia (capítulo 15), al cuidado parental (capítulo 16) y al parasitismo de las crías y grupos buscadores de alimento de especies mixtas (capítulo 17). La mayor parte de estos componentes son convencionales, en el sentido de que sus propiedades son compartidas por muchos otros vertebrados. Lo que hace falta ahora, y sobre lo que tratará el resto del capítulo, es un examen más atento de las *formas* más avanzadas de la organización aviar social, particularmente de aquellos basados en la crianza cooperativa.

Considerando los grandes esfuerzos dirigidos hacia el estudio de campo de las aves de todo el mundo, el análisis de la crianza cooperativa se ha desarrollado sorprendentemente tarde. En 1935, Alexander F. Skutch pudo informar de ejemplos concernientes a menos de 10 especies, 3 de las cuales había descubierto por sí mismo. En 1961, cuando resumió de nuevo el tema, se había informado de ayudantes de uno u otro tipo en más de 130 especies, desde los flamencos hasta golondrinas, carpinteros, chochines, y miembros de una sorprendente gama de otras familias. Fry volvió a examinar la cuestión en 1972, e interpretó que el fenómeno estaba bien desarrollado en alrededor de 60 especies, pertenecientes quizás a 30 familias. Por otra parte, la lista de ejemplos sigue creciendo, y la crianza cooperativa puede considerarse ahora como incidente de forma regular, en casi el 1 % de la fauna del mundo.

Los ornitólogos han ganado algunos conocimientos sobre las bases ecológicas de la crianza cooperativa (Lack, 1968; J. L. Brown, 1968). En particular Brown, ha evaluado los factores demográficos involucrados y ha alineado este aspecto de la sociabilidad en los pájaros por primera vez, con la teoría de la biología de poblaciones. En la figura 22-1, presento un simple esquema que intenta unir a los factores causales e intermedios, a tener en cuenta en todos los casos conocidos de crianza cooperativa. Nótese que parecen existir dos vías principales que conducen al fenómeno. Una ha sido tomada por especies con jóvenes nidífugos (capaces de dejar el nido poco después de nacer), y la otra por aquellas con jóvenes altriciales (indefensos al nacer). La forma del anidamiento comunal también difiere de forma importante. En el primer grupo de especies, que incluyen al avestruz *Struthio camelus,* al ñandú *Rhea americana,* y a diversas especies de aves americanas tropicales primitivas llamadas tinamúes, de dos a cuatro hembras ponen en un nido guardado por un solo macho. Este generalmente toma el nido a su cargo en exclusiva, aun cuando en el avestruz sea ayudado a veces por la hembra dominante. Las hembras del tinamú *Nothocercus bonapartei,* permanecen en el territorio del macho, y están preparadas para efectuar una

Figura 22-1

Cadena hipotética de causación conducente a la evolución de la reproducción cooperativa, la forma más avanzada de comportamiento social conocido en aves. Las líneas continuas indican relaciones que son documentadas y consideradas como de capital importancia; las discontinuas sugieren aquellas aún indocumentadas, pero que pueden jugar al menos papeles auxiliares.

nueva puesta si la primera es destruida. Pero en los tinamúes *Crypturellus boucardi* y *Nothoprocta cinerascens*, se mueven con el fin de poner para otros machos. Las fuerzas motrices ambientales de esta peculiar forma de tolerancia mutua entre hembras son desconocidas, pero ciertas condiciones que predisponen a las especies para adquirirlas están muy claras. En primer lugar, la naturaleza precoz de los jóvenes significa que un solo progenitor puede acudir a todas sus necesidades. Es entonces provechoso para un macho el controlar un territorio en el que pueda seducir a múltiples hembras. Esto es poliginia básica, siendo concebible que exista una gran variación en la calidad de los territorios de los machos, según predice el modelo de Orians-Verner (véase el capítulo 15). Lo peculiar sin embargo, es el hecho de que las hembras individuales no intentan asegurar su prioridad hacia los machos y el único nido que existe en el territorio. Podría esperarse que al menos siguieran la forma común en otras especies de aves, subdividiendo el territorio del macho y construyendo nidos privados por sí mismas. La razón por la que no lo hacen podría muy bien ser que están estrechamente relacionadas. Una pequeña banda de hermanas podría obtener una eficacia biológica máxima si actuaran como una unidad, especialmente si pudieran hacer uso de más de un macho, como en el caso de *Crypturellus* y *Nothoprocta* (tinamúes). El estudio del parentesco entre este pequeño grupo de aves demostrará sin lugar a dudas ser instructivo.

La segunda clase de aves que anidan cooperativamente es mucho más numerosa, conteniendo alrededor del 90 % de las especies conocidas. Como se sugiere en la figura 22-1, parecen existir diversos factores causales, complejamente ligados entre sí. Estos factores se han dilucidado por separado de forma separada en estudios de varios autores. Pulliam y col. (1972), por ejemplo, sugirieron que la gregaridad de *Tiaris olivacea* se intensifica a medida que se reduce el tamaño de la población, aumentando por tanto la endogamia. En la población de Jamaica, que es casi continua y por tanto relativamente grande, los individuos son fuertemente territoriales. Las poblaciones de Costa Rica son pequeñas y están semiaisladas, y los miembros se reúnen en bandadas relativamente numerosas. En Cayman Brac, tanto las poblaciones como las bandadas son de tamaño intermedio. Las implicaciones de este hallazgo es que, cuanto menor sea el tamaño efectivo de la población, mayor será el grado de parentesco entre los individuos interactuantes, y menos probable será que respondan agresivamente. Diversos zoólogos que han investigado las especies que crían de forma cooperativa, incluyendo a Davis (1942) en el caso de las crotofaginas, y a Brown (1972, 1974) en el de los arrendajos, han comentado de forma similar el pequeño tamaño y la estabilidad de las poblaciones.

La división de las especies en poblaciones pequeñas y semiaisladas es en sí misma el efecto de otros factores, más puramente ambientales. Los factores no han sido identificados de forma concluyente en aves, pero puede suponerse su naturaleza general. En primer lugar, es evidente que las especies preadaptadas a la sociabilidad han llegado a especializarse en recursos irregularmente distribuidos. La forma de esta irregularidad tiene una profunda influencia sobre el tipo de sociabilidad desarrollada. Cuando los recursos están finamente repartidos, lo que significa que las aves individuales buscan de un lugar a otro en el transcurso de un solo viaje en búsqueda de alimento (Levins, 1968), el resultado probablemente sea la formación de bandadas. El alimento y el agua son los recursos que es más probable estén finamente repartidos, mientras que los lugares de anidamiento y descanso tienden a ser fijos y estables. En consecuencia, las aves mantienen territorios individuales donde se reproducen, pero forman bandadas para buscar comida y agua. Cuanto más impredecibles sean estos recursos en el espacio y el tiempo, más pronunciado será el comportamiento óptimo de formación de bandadas. Esta relación causal parece ser la explicación más plausible de la formación de bandadas en golondrinas de mar y otras aves marinas coloniales (Ashmole, 1963), estorninos (Hamilton y Gilbert, 1969), y papagayos australianos que viven en el desierto (Brereton, 1971). Si los recursos principales son grandes (ampliamente distribuidos o lo bastante grandes como para requerir una cuidadosa explotación uno por uno), el resultado es probable que sea radicalmente distinto. En este caso, los individuos recorren menores distancias. Las poblaciones se restringen a hábitats limitados y son más propensas a estar tanto genéticamente aisladas entre sí, como a ser de menor tamaño. El posible resultado es la sucesión de sucesos representada en la figura 22-1. Las poblaciones pequeñas y aisladas, tienden a ser estables y selectoras de K. La selección de K favorece una vida más larga, menor fecundidad potencial, y relaciones paterno-filiales más prolongadas (véanse los capítulos 4 y 16). Todas las alteraciones del ciclo vital promueven la cooperación y el altruismo durante el período de reproducción.

En esencia pues, el origen evolutivo de la crianza cooperativa se considera dependiente en gran parte, de un tamaño efectivo de crianza reducido. Las especies que practican un comportamiento de formación de bandadas también podrían desarrollar una crianza cooperativa, si los lugares de anidamiento estuvieran tan restringidos que se redujeran los tamaños de las poblaciones, y se aumentara el parentesco de forma significativa. Sin embargo, pueden desdoblarse ambos procesos por completo. Muchas especies que forman bandadas, establecen grandes colonias reproductoras en que el parentesco medio es bajo, siendo en consecuencia intensas la competencia intrasexual y la agresión en los lugares de reproducción. Inversamente, las especies que viven y comen en hábitats especiales —grandes recursos ambientales— pueden utilizar extensivamente las zonas del hábitat, o existen en cantidades tan elevadas que el tamaño de su población es relativamente grande. También se desarrollará la competencia intrasexual y la agresión, en los lugares de reproducción. La crianza cooperativa, de acuerdo con la hipótesis en boga, depende de la existencia de un recurso limitante —alimento, lugar de anidamiento o algún otro— que haga que las poblaciones se mantengan pequeñas, filopátridas y aisladas.

Incluso si este razonamiento resulta ser correcto, dejará sin respuesta a una importante cuestión: ¿Por qué las especies desarrollan una estrategia alimentaria y de anidamiento opuesta a las otras? Una respuesta detallada, al menos en lo que se refiere a las aves, queda fuera del alcance de este libro. Las elecciones realizadas por especies en particular, son el resultado de la radiación adaptativa, seguida de la formación de comunidades de especies que se desplazan entre sí según diversas funciones ecológicas. Algunas partes de la teoría básica han sido presentadas en los capítulos 3 y 4; exposiciones más detalladas las proporcionan MacArthur (1972a, b) y Cody (1974).

Nos ocuparemos ahora de dos ejemplos en que la evolución de la crianza cooperativa ha funcionado bien, en comparación con especies muy próximas. Estos estudios filogenéticos proporcionan los mejores medios de establecer las bases adaptativas del fenómeno, así como de descubrir nuevas formas de comportamiento social.

LAS CROTOPHAGINAE

Las Crotophaginae, formadas por el cuco *Guira guira* y los anis del género *Crotophaga*, constituyen una de las seis subfamilias de la familia Cuculidae. Las crotofaginas se hallan enteramente limitadas a las zonas tropicales y subtropicales del Nuevo Mundo. Aunque sólo existan cuatro especies, la diversidad de su comportamiento social es lo bastante grande como para permitir una plausible reconstrucción de la evolución social. El estudio de las crotofaginas por parte de David E. Davis (1942) es notable, en el sentido de que fue el primero en explorar las bases ecológicas de la evolución social en cualquier grupo de vertebrados, siendo así tanto moderno como definitivo. Desde entonces, Skutch (1959) y Lack (1968) proporcionaron información adicional.

Las cuatro especies viven principalmente en hábitats abiertos, y se caracterizan por sus «hábitos ruidosos y ostentosos». Se asocian en conspicuas bandadas de alrededor de una docena de individuos, buscando el alimento en grupo y durmiendo en el mismo árbol durante la noche. Cada bandada defiende su territorio de otros miembros de la misma especie, mediante peleas y ostentaciones agresivas. Durante la época de celo, las aves construyen un nido comunal en el que ponen sus huevos muchas hembras. Los machos contribuyen a la construcción de los nidos y a la cría posterior de los jóvenes. Al menos algunos de los primeros descendientes plumados, ayudan a la cría de los próximos polluelos, mientras que unos pocos participan en la crianza al año siguiente. La colonia de crotofaginas constituye un grupo semicerrado. Un pequeño porcentaje de individuos, que aún no se ha calculado, emigra de uno a otro grupo, pero su entrada en una nueva bandada sólo se consigue después de sufrir amenazas y peleas.

Davis ha distinguido tres etapas progresivas en la evolución del comportamiento cooperativo. El anidamiento comunal sólo es facultativo en *Guira guira*. Algunas de las parejas apareadas delimitan un pequeño territorio propio, dentro del territorio del grupo, pero construyen nidos separados y crían a sus jóvenes aparte de los de otros. Así pues, esta especie aún sigue ocasionalmente la forma aviar básica de los vínculos entre los miembros de la pareja y de la territorialidad, diferenciándose en que siempre están aliados con una bandada determinada en las actividades que no se refieren a la reproducción. Una etapa temprana de la evolución social está indicada por el hecho de que el grupo defiende su territorio débilmente. La especie de ani *Crotophaga major*, casi siempre anida comunalmente, a pesar de que la bandada siga estando formada por parejas apareadas. La defensa territorial del grupo aún está débilmente desarrollada. Finalmente, en la especie *C. ani*, y evidentemente en *C. sulcirostris* también, el anidamiento comunal se lleva a un extremo. Constantemente se practica la poligamia o la promiscuidad, muchas hembras contribuyen a la misma puesta, y toda la bandada defiende vigorosamente y al unísono su territorio.

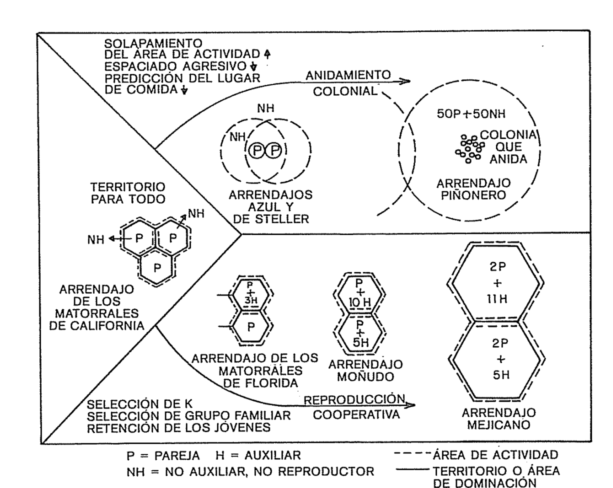
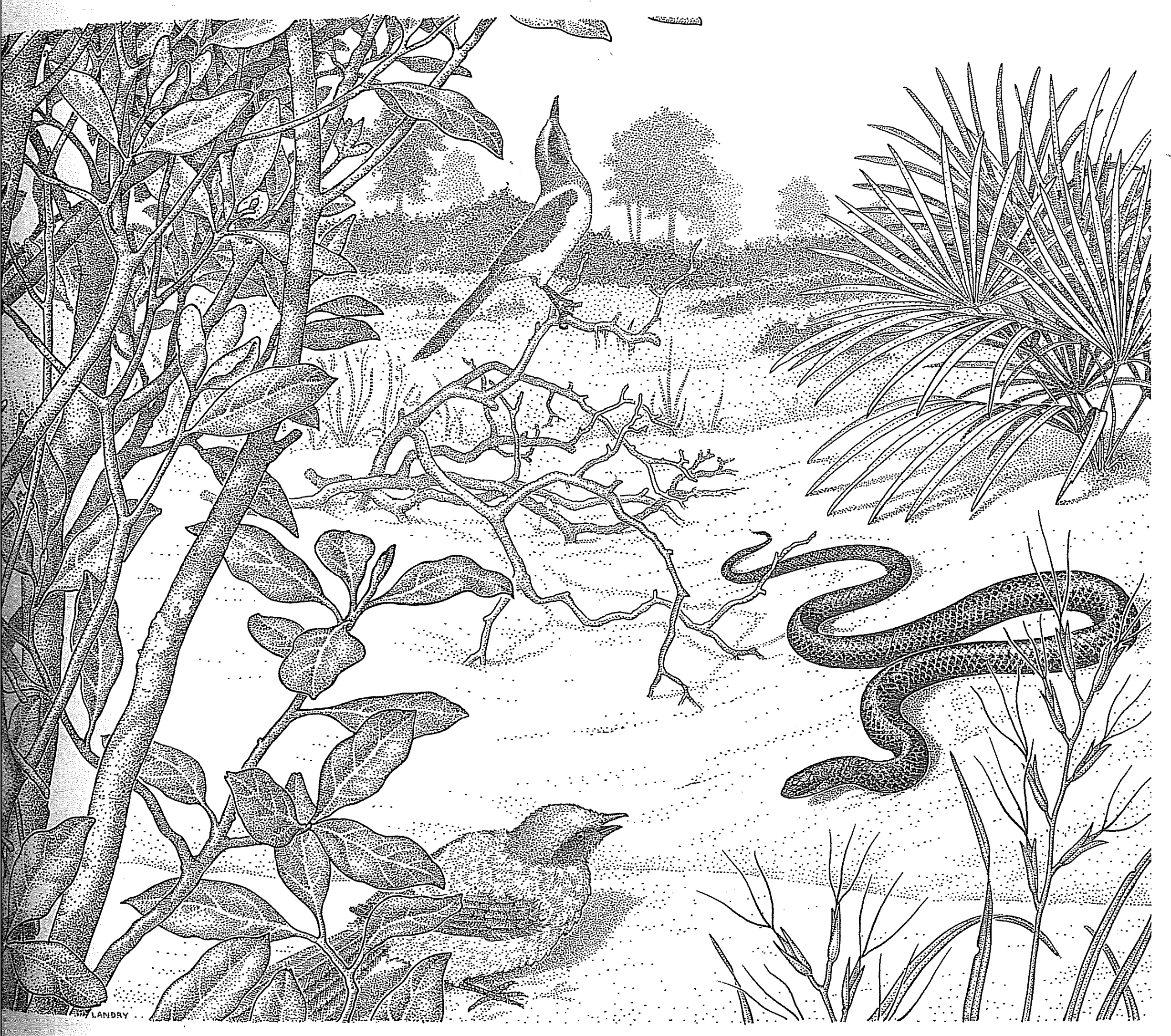


Figura 22-2

Las dos vías hacia una socialidad avanzada en los córvidos del Nuevo Mundo. La ruta superior finaliza con el arrendajo piñonero, en el que las parejas de aves construyen sus nidos muy próximos, en «colonias». Los miembros de cada colonia también buscan comida juntos en apretadas bandadas. La ruta alterna conduce a una reproducción cooperativa, en la que las aves auxiliares ayudan a criar a la prole de otros adultos. Esta segunda tendencia culmina con el arrendajo mexicano. (Modificación ligera de J. L. Brown, 1974.)



Figura 22-3
El fenómeno de los auxiliares en el arrendajo de los matorrales de Florida, Aphelocoma coerulescens. *Este grabado representa una típica escena de la Archbold Biological Station del centro de Florida. En el nido, ambos progenitores y un añal alimentan a los polluelos, que son hermanos de los auxiliares. A la derecha, otros dos auxiliares han localizado a una serpiente índigo* (Drymarchon corais), *uno de los peligrosos depredadores de los polluelos de córvidos. Uno se agazapa en el suelo en desafío. El otro está posado en las proximidades en la «posición pico vertical», señal de alarma que pronto alertará a las aves del nido.*



El hábitat, desde un punto de vista de flora, es el peculiar de los matorrales de Florida, al que está restringida la especie A. coerulescens. *El nido está construido con retoños muertos en un* Quercus myrtifolia *bajo. Otras plantas típicas incluyen a* Aristida oligantha, *en la esquina inferior derecha, y* Serenoa repens *y* Pinus clausa, *al fondo a la derecha.* *(Dibujo de Sarah Landry; basado en G. E. Woolfenden, 1974, y comunicación personal.)*

Las causas últimas de la tendencia de las crotofaginas, no se conocen. La tasa sexual se decanta en favor de los machos, fenómeno que se da a menudo en otras especies de aves que crían cooperativamente. Esto podría predisponer a la evolución del comportamiento auxiliar, puesto que los machos no apareados ganan eficacia si dedican sus energías a la cría de sus hermanos. Sin embargo, la tasa sexual es en sí misma un producto evolutivo, que puede variar con facilidad merced a pequeños cambios genéticos. Una tasa desequilibrada podría constituir una de las coadaptaciones de la crianza cooperativa, antes que una causa. La fuerza motriz es más probable que sea un factor ambiental. Davis notó que las crotofaginas anidan y duermen en grupos de árboles ampliamente dispersados por los herbazales tropicales. Sugirió que las aves simplemente se ven forzadas a permanecer juntas, debido a la falta de espacio. Parece más probable que los efectos significativos de la dispersión sean el menor tamaño de las poblaciones locales en reproducción, y el aislamiento genético entre sí.

LOS ARRENDAJOS

Los estudios más recientes y edificantes sobre la sociabilidad de aves se han efectuado con los arrendajos del Nuevo Mundo (J. L. Brown, 1972, 1974; Woolfenden, 1974). Con la posible excepción del arrendajo piñonero *Gymnorhinus cyanocephala*, los ocho géneros forman un estrecho agrupamiento filogenético. Al igual que otros miembros de los Corvidae, incluyendo a cuervos, urracas, cascanueces y chovas piquirrojas, los arrendajos son omnívoros adaptables intensamente dispuestos hacia un comportamiento social. Sus sistemas sociales van desde la forma aviar básica de los vínculos entre la pareja con territorios defendidos, hasta algunas de las formas más extremas de anidamiento colonial y crianza cooperativa conocidas en aves.

Brown (1974) resaltó que la evolución social dentro de este grupo ha seguido dos caminos alternativos (véase la figura 22-2). Uno de ellos culmina con la única especie que anida colonialmente, el arrendajo piñonero. Varios cientos de parejas adultas construyen nidos en agrupamiento, y buscan alimento juntas en bandadas muy densas que se mueven de un lado a otro por los bosques abiertos, como grupos de estorninos o palomas torcaces. Sólo la inmediata vecindad del nido es defendida por la pareja residente, y toda la colonia no protege su área de actividad contra otros arrendajos piñoneros. Algunos adultos sirven de ayudantes, pero el fenómeno no está tan bien desarrollado como en los arrendajos de los matorrales y mexicanos. Una posible etapa temprana intermedia es la representada por el arrendajo de Steller, *Cyanocitta stelleri*. Esta especie no es realmente colonial, pues los nidos se hallan muy espaciados debido al comportamiento agresivo que observan las parejas residentes. Pero las áreas de actividad se dejan indefensas en su mayor parte, y en consecuencia se imbrican ampliamente. El arrendajo de Steller puede considerarse como una especie cuya defensa del territorio ha empezado a disminuir, estableciendo la etapa de agrupamiento de los nidos según un sistema colonial.

La crianza cooperativa está muy avanzada en el arrendajo de los matorrales de Florida *(Aphelocoma coerulescens)*, cuyo comportamiento ha sido concienzudamente estudiado durante un período de cinco años por G. E. Woolfenden (1973, 1974 y comunicación personal). Esta bonita ave azul y blanca se limita a los matorrales de la península de Florida, un hábitat muy discontinuo, arenoso y con una característica flora. La forma norteamericana del este de *A. coerulescens* está tan ligada al matorral, que es el ave más característica de las que hay en Florida, no habiéndose observado nunca más allá de las fronteras del Estado. Sus poblaciones son muy estables mostrando las señales esperadas de una prolongada selección de *K*. Los individuos, para ser aves salvajes, son de gran longevidad, sobreviviendo durante ocho años o más en muchas ocasiones. No empiezan a reproducirse hasta que cuentan con dos años. Las parejas se establecen para toda la vida, y ocupan territorios permanentes. Aproximadamente la mitad de las parejas estudiadas por Woolfenden eran asistidas por ayudantes; el número realmente fluctuaba de un año a otro, variando del 36 al 71 %. Los ayudantes no participaban en la construcción del nido, ni en la incubación, pero eran muy activos en otras ocupaciones, incluyendo la defensa del territorio y del nido contra otros arrendajos, ataques de depredadores, y alimentación de los jóvenes (véase la figura 22-3).

Marcando grandes cantidades de arrendajos, y siguiéndolos durante los primeros años de sus vidas, Woolfenden fue capaz de determinar las relaciones y los últimos destinos de los ayudantes. En 74 épocas de celo (estaciones completas de reproducción por parte de parejas individuales), los ayudantes asistieron a ambos progenitores 48 veces, al padre y a la madrastra 16, a la madre y al padrastro dos, a un hermano y su pareja 7, y a una pareja no relacionada sólo una. Así pues, los familiares son los predilectos, existiendo una base para la evolución de rasgos altruistas mediante selección familiar. Woolfenden también fue capaz de demostrar que la presencia de ayudantes aumenta realmente la tasa de reproducción de los reproductores, y por tanto, su propia eficacia inclusiva. De entre 47 épocas de celo en parejas desasistidas observadas durante varios años, el número medio de crías producidas por pareja fue de 1,1, mientras que el número medio de descendientes que todavía vivían tres meses después, fue de 0,5. En contraste, 59 épocas de celo en parejas acompañadas por ayudantes, produjeron una media de 2,1 crías por pareja, y 1,3 de ellas aún vivían al cabo de tres meses. Por tanto, la presencia de ayudantes aumentó la tasa de sustitución de la familia de arrendajos según un factor de dos a tres. Woolfenden también se dio cuenta de que las parejas carentes de ayudantes eran también las más jóvenes y de menor experiencia, por lo que sólo este factor ya era decisivo en cuanto a la diferencia. Pero cuando la experiencia fue eliminada parcialmente, excluyendo a las aves no iniciadas, el papel de los ayudantes continuó siendo igualmente importante. Finalmente, el análisis se hizo

aún más riguroso comparando los éxitos de las mismas parejas de aves durante años en que tenían ayudantes, y en años en que permanecían solas. De nuevo las ventajas de la ayuda aparecieron con toda claridad.

Sorprendentemente, la mejora de la reproducción no parece ser el resultado de un aumento en la tasa de alimentación de los jóvenes. El número de ayudantes no tuvo influencia en el número de descendientes adultos, y el peso de los polluelos no hacía sospechar su tasa de sobrevivencia posterior. La hipótesis más plausible que queda, es la de que los ayudantes aumenten las tasas de sobrevivencia, mejorando las defensas comunes contra los depredadores, sobre todo contra las grandes serpientes, que son especialmente peligrosas para los polluelos. Los ayudantes se suman al sistema de vigilancia de la familia, contribuyendo al asalto de las serpientes que se aproximan demasiado al nido. Pero queda por establecer si su presencia realmente reduce la mortalidad de las jóvenes aves.

Los datos sobre el arrendajo de los matorrales de Florida son importantes, pues existen pocas evidencias que indiquen que la crianza cooperativa realmente mejore el éxito reproductor, en otras palabras, que los ayudantes asistan de verdad. Sólo en una especie, el chochín azul *Malurus cyaneus,* hay informes de tal mejora (Rowley, 1965). Los datos de Fry sobre el abejaruco *Merops bulocki* también sugieren una mejora, pero estadísticamente, no son significativos. Los estudios de Gaston con el mito *Aegithalos caudatus* en Inglaterra, indican que los ayudantes no tienen efectos, mientras que los de la especie árabe *Turdoides squamiceps,* pueden incluso dificultar la reproducción (Amotz Zahavi, comunicación personal).

Si en algunas especies los ayudantes no asisten a los reproductores, la implicación es que se benefician de alguna forma en la relación. Woolfenden ha hallado que probablemente sea este el caso incluso en los arrendajos «altruistas» de los matorrales. Existe un estricto orden de dominación entre los elementos no reproductores de cada grupo familiar, estando los machos por encima de las hembras. Si el macho reproductor muere o se marcha, es más probable que sea reemplazado por el macho ayudante dominante. También es cierto que la presencia de ayudantes ocasiona alguna expansión del territorio, que puede aumentar su área en un tercio o más. Cuando sucede esto, el macho ayudante dominante establece un territorio personal dentro del grupo, se aparea, y empieza a reproducirse por sí mismo. En resumen, la población crece en cierta medida por extensión, siendo los ayudantes los beneficiarios. Así pues, el fenómeno de los auxiliares puede deberse al menos en parte, a la selección individual. Las contribuciones relativas de la selección individual y familiar al desarrollo de una crianza cooperativa, en esta y en otras especies de aves, siguen precisando de una evaluación completa.

El arrendajo mexicano *Aphelocoma ultramarina,* muestra la mayor extensión conocida de crianza cooperativa en arrendajos del Nuevo Mundo (Brown, 1972, 1974). El grupo de *A. ultramarina,* es de hecho una extensión de la familia del tipo de *A. coerulescens.* Cada área de actividad exclusiva es ocupada de ordinario por una bandada de 8 a 20 individuos, que incluye a 2 o más parejas de aves reproductoras. Los polluelos son alimentados por todos los miembros del grupo, correspondiendo más de la mitad de las visitas a los padres. Los arrendajos mexicanos no intentan aparearse ni reproducirse hasta que cuentan con tres o más años de vida, y lo más probable es que pasen todas sus vidas en el territorio familiar. Parece probable que los arrendajos mexicanos generen nuevas bandadas, al menos los arrendajos de los matorrales lo hacen, mediante la extensión de subgrupos hacia nuevas y adyacentes áreas. De ser así, los grupos adyacentes es probable que estén más estrechamente relacionados de lo que es normal en el caso de las aves.

Capítulo 23

Tendencias evolutivas en los mamíferos

La clave de la sociobiología de los mamíferos es la leche. Debido a que los animales jóvenes dependen de sus madres durante una parte sustancial de su primer desarrollo, el grupo madre-descendencia es la unidad nuclear universal en las sociedades de mamíferos. Incluso las denominadas especies solitarias, que no muestran otro comportamiento social que el cortejo y el cuidado maternal, se caracterizan por interacciones elaboradas y relativamente prolongadas entre la madre y su descendencia. A partir de este rasgo conservador, fluyen las características generales y principales de las sociedades más avanzadas, incluyendo las uniones tan diversas de las familias de leonas y las tropas de chimpancés:

——— Cuando la unión se verifica a través de generaciones, más allá del tiempo del destete, es usualmente matrilineal.

——— Puesto que las hembras adultas se ven obligadas a invertir sustanciales cantidades de tiempo y energía, representan el recurso limitante de la selección sexual. Por tanto, la poliginia es regla en los sistemas de los mamíferos, y es común la formación de harenes. La unión monógama es relativamente rara, habiendo surgido en formas tan diseminadas como castores, zorros, tities, gibones y murciélagos nictéridos. Desde este punto de vista, los mamíferos se apartan de las aves intensamente monógamas. También se distinguen por la ausencia de especies que muestren una inversión de los papeles sexuales, donde las hembras cortejen a los machos y los dejen luego cuidar de los jóvenes.

Aunque estas generalizaciones muy amplias puedan realizarse con seguridad, la mayor parte de la sociobiología de los mamíferos se encuentra en una temprana etapa de exploración, muy por detrás de la de insectos y aves. La mayoría de los relatos de historia natural, tocan el tema sólo de una forma anecdótica, especialmente en el caso de especies que viven en madrigueras y nocturnas. Los autores a menudo califican a las poblaciones densas y las agregaciones reproductoras de «colonias», y a las madres acompañadas de los descendientes mayores, de «bandas». La sociobiología de la mayoría de familias y géneros de dos de los mayores órdenes de mamíferos, quirópteros y roedores, es virtualmente desconocida. Lo mismo puede decirse de los marsupiales, que representan un notable experimento de evolución social, comparable al de los euterios.

En la tabla 23-1 pueden verse buena parte de nuestros conocimientos sobre los sistemas sociales de los mamíferos, de forma sinóptica y muy condensada. Es difícil, sino imposible, exponer esta información en un gran esquema evolutivo. En primer lugar, los datos todavía son demasiado fragmentarios. Pero más fundamentalmente, la mayor parte de rasgos sociales en mamíferos son muy lábiles. Más allá de la incidencia universal del cuidado maternal y de las consecuencias inmediatas más obvias que se acaban de enumerar, los rasgos particulares de la organización social se dan de una forma irregular en las unidades taxonómicas, tan pequeñas como sean la familia y el género. Los quirópteros, documentados en la tabla 23-2, constituyen un caso interesante. Varias especies dentro de la misma familia, e incluso del mismo género, ocupan a veces

Tabla 23-1
Familias de mamíferos vivientes (con los nombres terminados en -idae), con géneros representativos, forma de vida social, y referencias seleccionadas que contienen información sociobiológica. La clasificación sigue la de Anderson y Jones, ed. (1967). Véase también Walker, ed. (1964), para una detallada bibliografía o literatura anterior sobre comportamiento y ecología, y «Recent Literature of Mammalogy», una serie bibliográfica publicada como continuación suplementaria del Journal of Mammalogy.

Tipo de mamífero	Sociobiología	Referencias
ORDEN MONOTREMATA		
TACHYGLOSSIDAE		
Equidnas de hocico recto y curvo *(Tachyglossus, Zaglossus)*. Australia, Nueva Guinea.	*Solitarios.* Probablemente territoriales en libertad; en cautividad hay jerarquías de dominación formadas por grupos. La hembra pone los huevos en la bolsa directamente, buscando comida luego por períodos de 1-2 días, mientras los jóvenes permanecen en un refugio seguro. No hay cooperación masculina.	M. Griffiths con Ride (1970), Brattstrom (1973)
ORNITHORHYNCHIDAE		
Ornitorrincos con pico de pato *(Ornithorhynchus)*. Australia.	*Solitarios.* La hembra pone los huevos en pequeñas madrigueras; los jóvenes permanecen en ellas durante 17 semanas mientras la hembra busca comida. No hay cooperación masculina.	Troughton (1966), Ride (1970)
ORDEN MARSUPIALIA		
DIDELPHIDAE		
Zarigüeyas *(Didelphis, Chironectes, Philander)*. Nuevo Mundo, esp. trópicos.	*Solitarios.* En *Didelphis,* los jóvenes recién nacidos son transportados en la bolsa; más tarde viajan con la madre poco tiempo, normalmente agarrados al pelaje de su lomo. No hay cooperación masculina.	Reynolds (1952), Llewellyn y Dale (1964), McManus (1970)
DASYURIDAE		
Gatos marsupiales *(Dasyurus* y otros géneros), «ratas» y «ratones» marsupiales *(Antechinus, Sminthopsis)*, numbates, mirmecófagos marsupiales *(Myrmecobius)*, diablos de Tasmania *(Sarcophilus)*, lobos de Tasmania *(Thylacinus)*. Australia.	*Solitarios.* Las hembras de al menos algunas especies usan madrigueras. Los jóvenes llevados en una bolsa acompañan más tarde a la madre por breves períodos. Los jóvenes de *Dasyurus* y *Sarcophilus* luchan en juegos. No hay cooperación masculina. Al menos en *Antechinus* y *Sarcophilus,* las áreas de actividad se imbrican ampliamente.	Fleay (1935), Calaby (1960), Eisenberg (1966), Troughton (1966), Van Deusen y Jones (1967), Guiler (1970), Lidicker y Marlow (1970), Ride (1970), Wood (1970)
NOTORYCTIDAE		
«Topos» marsupiales *(Notoryctes)*. Australia.	*Probablemente solitarios.*	Van Deusen y Jones (1967), Ride (1970)
PERAMELIDAE		
Bandicuts *(Perameles, Isoodon)*. Australia.	*Solitarios.* Probablemente territoriales. Anidan en montículos de vegetación. Los jóvenes, primeramente en la bolsa, permanecen corto tiempo con la madre. No hay cooperación masculina.	Mackerras y Smith (1960), Troughton (1966), Van Deusen y Jones (1967), Ride (1970)
CAENOLESTIDAE		
Ratas zarigüeya *(Caenolestes, Lestoros)*. Sudamérica.	*Probablemente solitarios.*	Van Deusen y Jones (1967)
PHALANGERIDAE		
Cuscus *(Phalanger)*, *Hemibelideus* y *Pseudocheirus*, planeadores *(Petaurus)*, koalas *(Phascolarctos)*, zarigüeyas de la miel *(Tarsipes)*. Australia.	*Diversos.* Algunas especies son solitarias. *Petaurus* vive en grupos familiares dominados por el macho, y pueden vivir juntas varias generaciones; *Pseudocheirus* presenta una organización similar, aparentemente más vaga. Las especies son netamente territoriales, y en *Pseudocheirus* aumenta la agresividad con la densidad de población. En *Phascolarctos* el cuidado materno se prolonga hasta un año.	Schultze-Westrum (1965), Eisenberg (1966), Troughton (1966), Ride (1970)
PHASCOLOMYIDAE		
Wombats o tejones australianos *(Lasiorhinus* y *Vombatus)*. Australia.	*Solitarios.* Las hembras dan a luz una sola cría, que es mantenida en una bolsa y luego se asocia con la madre durante varios meses. Los individuos ocupan complejos sistemas de túneles.	Troughton (1966), Wünschmann (1966), Van Deusen y Jones (1967), Ride (1970)

Tabla 23-1 *(continuación)*

Tipo de mamífero	Sociobiología	Referencias
MACROPODIDAE Canguros, cuocas, ualabíes y formas relacionadas *(Macropus, Dendrolagus, Hypsiprymnodon, Megaleia, Petrogale, Potorous, Setonyx,* y otros). Australia, Nueva Guinea.	*Diversos.* Algunas especies son solitarias o viven por parejas, como en *Hypsiprymnodon* y *Potorous; Setonyx* forma agregaciones no organizadas con jerarquías de dominación masculina; *Megaleia* y *Macropus* forman bandas de organización débil (véase la descripción en este capítulo).	Hughes (1962), Caughley (1964), Eisenberg (1966), Troughton (1966), Packer (1969), Ride (1970), Russell (1970), Kitchener (1972), Grant (1973), Kaufmann (1974a-c)
ORDEN INSECTIVORA		
ERINACEIDAE Erizos y ratas lunares *(Erinaceus, Echinosorex, Paraechinus,* y otros). Viejo Mundo.	*Solitarios.* La madre cuida de los jóvenes, sin participación masculina.	Eisenberg (1966), Findley (1967), Matthews (1971)
TALPIDAE Topos y desmanes *(Talpa, Condylura, Desmana* y otros). Norteamérica y Eurasia.	*Solitarios.* La madre cuida de los jóvenes, sin participación masculina.	Eisenberg (1966), Findley (1967), Matthews (1971)
TENRECIDAE Tenrecs *(Tenrec, Dasogale, Echinops, Hemicentetes, Microgale, Potamogale, Setifer* y otros). Madagascar, África Occidental.	*Diversos.* La madre cuida de los jóvenes en madrigueras; en *Hemicentetes* y *Tenrec,* éstos siguen a la madre en las incursiones en busca de alimento. Puede haber agrupamiento de machos fuera de la época de celo en *Setifer. Hemicentetes* es el más social: el mismo espacio de la madriguera es usado por varias hembras, posiblemente relacionadas, por su prole, y por un solo macho.	Dubost (1965), Eisenberg y Gould (1970)
CHRYSOCHLORIDAE Topos dorados (*Chrysochloris* y otros). Sudáfrica.	*Solitarios.*	Findley (1967), Matthews (1971)
SOLENODONTIDAE Solenodones *(Atopogale, Solenodon).* Indias Occidentales.	*Solitarios o primitivamente sociales.* Extensas familias pueden ocupar las mismas madrigueras.	Eisenberg y Gould (1966), Findley (1967), Matthews (1971), Eisenberg (comunicación personal)
SORICIDAE Musarañas (*Sorex, Blarina, Crocidura, Suncus* y otros). Universales.	*Solitarios.* Los jóvenes de *Crocidura* y *Suncus* se cogen por las colas y forman cadenas detrás de sus madres cuando se alarman.	Crowcroft (1957), Shillito (1963), Quilliam y col. (1966)
MACROSCELIDIDAE Musarañas elefante *(Macroscelides, Elephantulus* y otros). África.	*Solitarios.*	J. C. Brown (1964), Findley (1967), Ewer (1968), Matthews (1971), Sauer y Sauer (1972)
ORDEN DERMOPTERA		
CYNOCEPHALIDAE «Lémures voladores» o colugos *(Cynocephalus).* Asia tropical.	*Solitarios o en agregaciones.* Formas extremadamente planeadoras. Nace un joven al año, agarrándose al abdomen de la madre. No se construyen nidos. Ocasionalmente, los adultos forman agregaciones vagas que carecen de organización interna.	Wharton (1950), Eisenberg (1966), Findley (1967), Matthews (1971)
ORDEN CHIROPTERA 19 familias. Véase la tabla 23-2.	Muy diversos, tanto entre como dentro de las familias. Algunas especies son solitarias (como *Epomops, Eptesicus, Lasiurus*); otras forman parejas *(Kerivoula, Lavia, Taphozous),* o harenes *(Saccopteryx, Tadarida),* o viven en grandes agregaciones permanentes de machos y hembras *(Pteropus, Saccopteryx).* Alrededor del 50 % de especies tropicales y el 20 de zonas templadas, son sociales en algún grado. Véase en otro lugar de este capítulo.	Eisenberg (1966), Koopman y Cockrum (1967), Davis y col. (1968), LaVal (1973), Bradbury (1975)

Tabla 23-1 *(continuación)*

Tipo de mamífero	Sociobiología	Referencias
ORDEN PRIMATES	*Véase el capítulo 26.*	
ORDEN EDENTATA		
MYRMECOPHAGIDAE Hormigueros *(Myrmecophaga, Cyclopes, Tamandua)*. América Central y del Sur.	*Solitarios.* La única cria es transportada en el lomo por la madre, durante un año en el caso de *Myrmecophaga.*	Krieg (1939), Schmid (1939), Barlow (1967), Matthews (1971)
BRADYPODIDAE Perezosos *(Bradypus, Choloepus)*. América Central y del Sur.	*Solitarios.* Defensa del territorio mediante lucha, a lo que sigue un periodo de vagabundeo. Las hembras transportan a los jóvenes en el tórax o en el lomo durante un mes o más.	Beebe (1926), Barlow (1967), Montgomery y Sunquist (1974)
DASYPODIDAE Armadillos (*Dasypus* y otros). Nuevo Mundo, esp. trópicos.	*Solitarios.* Ocupan áreas de actividad definidas. Tienen al mismo tiempo hasta 12 jóvenes generados poli-embriónicamente; son precoces, siendo capaces de buscar comida con la madre al cabo de horas después de nacer.	Taber (1945), Talmadge y Buchanan (1954), Barlow (1967)
ORDEN PHOLIDOTA		
MANIDAE Pangolines, hormigueros escamosos *(Manis)*. África y Asia tropical.	*Solitarios.* Uno o dos jóvenes llevados por la madre sobre el lomo y la cola.	Rham (1961), Pagès (1965, 1970, 1972a, b), Barlow (1967)
ORDEN LAGOMORPHA		
OCHOTONIDAE Pikas *(Ochotona)*. Asia y Oeste de Norteamérica.	*Solitarios en «colonias».* Las poblaciones son densas y locales, pero los animales individuales mantienen territorios solitarios dentro de ellas.	Haga (1960), Broadbooks (1965), Layne (1967)
LEPORIDAE Conejos y liebres (*Lepus, Oryctolagus, Pronolagus, Sylvilagus* y otros). Universales; introducidos en Australia.	*Diversos.* El comportamiento territorial está ampliamente extendido. Algunas especies solitarias, como *Lepus.* En el conejo europeo *Oryctolagus cuniculus,* algunos machos tienen a múltiples hembras en sus territorios, distribuyéndose éstas según un vago orden de dominación. Algunos jóvenes descendientes adultos también son tolerados por un tiempo, dentro de las conejeras de *Oryctolagus.* Algunos grupos dominan sobre otros, ocupando mayores territorios.	Southern (1948), Lechleitner (1958), Mykytowycz (1958-60, 1968), O'Farrell (1965), Ewer (1968), Mykytowycz y Dudzinski (1972)
ORDEN RODENTIA (43 familias vivientes).		
APLODONTIDAE Castores de montaña *(Aplodontia)*. Oeste de Norteamérica.	*Solitarios en «colonias».* Las poblaciones son densas y locales, pero los animales individuales mantienen pequeños territorios solitarios alrededor de sus madrigueras.	Anthony (1916), McLaughlin (1967)
SCIURIDAE Ardillas *(Sciurus, Aeretes, Cynomys, Eutamias, Petaurista, Spermophilus, Tamias, Tamiasciurus,* y muchos otros), marmotas y marmotas de América *(Marmota)*. Universales.	*Diversos.* El comportamiento territorial se halla ampliamente extendido, si no es universal. Algunas especies son solitarias (en *Sciurus, Tamiasciurus*), otras forman harenes *(Marmota)* o bandas temporales invernales *(Glaucomys)*. *Cynomys ludovicianus,* el perrillo de las praderas colinegro, forma complejos «corrillos» de adultos de ambos sexos y de todas las edades; véase la descripción al final de este capítulo.	Layne (1954), Robinson y Cowan (1954), King (1955), Bakko y Brown (1967), Broadbooks (1970), Dunford (1970), Waring (1970), Brown (1971), Carl (1971), Downhower y Armitage (1971), Heller (1971), Yeaton (1972), Barash (1973, 1974a), Drabek (1973), Smith y col. (1973)

Tabla 23-1 *(continuación)*

Tipo de mamífero	Sociobiología	Referencias
GEOMYIDAE Ardillas de tierra con bolsa (*Geomys, Thomomys,* y otros). Nuevo Mundo.	*Solitarios.* Subterráneos, defienden sistemas de madrigueras.	Eisenberg (1966), McLaughlin (1967)
HETEROMYIDAE Ratas canguro, ratas espinosas y afines (*Heteromys, Diplodomys,* y otros). Nuevo Mundo.	*Solitarios.* Generalmente territoriales, ocupan sistemas exclusivos de madrigueras.	Eisenberg (1963, 1966, 1967), McLaughlin (1967), Rood y Test (1968)
CASTORIDAE Castores *(Castor)*. América del Norte y Europa.	*Grupos familiares.* Las parejas, añales y nuevos jóvenes, ocupan madrigueras. Los jóvenes se dispersan a los dos años de edad. El área de la madriguera es defendida contra otras familias.	Tevis (1950), Eisenberg (1966), Wilsson (1971), Bartlett y Bartlett (1974)
ANOMALURIDAE Ardillas voladoras *(Anomalurus)*. África tropical.	*Grupos familiares.* Aparentemente se dan en parejas.	McLaughlin (1967)
CRICETIDAE Hámsters (*Cricetus* y otros), ratas de la madera *(Neotoma)*, ratas del arroz (*Oryzomys* y otros), ratones de los árboles (*Thomasomys* y otros), ratones de patas blancas *(Peromyscus)*, pericotes *(Phyllotis)*, ratas de crin *(Lophiomys)*, lemmings (*Lemmus* y otros), topillos (*Microtus* y muchos otros), ratas almizcleras (*Ondatra* y otros), gerbillos (*Gerbillus* y otros), y otras formas. 97 géneros. Universales.	*Diversos.* La mayoría de especies son solitarias, y posiblemente todas ellas sean territoriales. Algunas especies de *Peromyscus* exhiben uniones macho-hembra durante diversos períodos, y en algunos casos, agregaciones invernales mayores. Algunos *Microtus* viven en extensas asociaciones materno-filiales, especialmente a elevadas densidades de población. *M. brandti,* un habitante de las praderas, forma corrillos de sexo mixto similares a los del perrillo de las praderas *Cynomys*.	Linsdale y Tevis (1951), Eibl-Eibesfeldt (1953), F. Petter (1961), Eisenberg (1962-1968), Errington (1963), Lidicker (1965), Arata (1967), Healy (1967), Dunaway (1968), King (1968), Linzey (1968), Packard (1968), Stones y Hayward (1968), Baker (1971), Matthews (1971), Getz (1972), Myton (1974)
SPALACIDAE Ratas topo *(Spalax)*. Oriente Medio.	*Solitarios,* territoriales.	Arata (1967)
MURIDAE Ratas y ratones del Viejo Mundo (*Mus, Aethomys, Apodemus, Dendromus, Rattus,* y muchos otros). 98 géneros. Viejo Mundo.	*Diversos.* Muchas especies son solitarias. *Mus* y *Rattus* forman harenes y bandas familiares dispersas.	Calhoun (1962), Barnett (1963), Eisenberg (1966), Arata (1967), Saint Girons (1967), Ropartz (1968), Ewer (1971), Matthews (1971), Wood (1971), R. M. Davis (1972)
GLIRIDAE Lirones (*Glis* y otros). Europa, Oriente Medio y África.	*Colectivos y familiares.* Las agregaciones invernales se dan y de ambos sexos; en cautividad, las familias permanecen juntas, al menos temporalmente.	Koenig (1960), Eisenberg (1966), Arata (1967)
ZAPODIDAE Ratones saltadores (*Zapus* y otros), ratones de los abedules *(Sicista)*. Zona templada del norte.	*Solitarios,* evidentemente territoriales.	Quimby (1951), Whitaker (1963), Eisenberg (1966), Arata (1967)
DIPODIDAE Jerbos (*Dipus* y otros). África del Norte, Asia.		Eisenberg (1966, 1967), Arata (1967)
HYSTRICIDAE Puercoespines del Viejo Mundo (*Hystrix* y otros). De África a China.	*Diversos.* Algunas especies evidentemente viven en parejas, y unas pocas en madrigueras comunes.	Starrett (1967)

Tabla 23-1 *(continuación)*

Tipo de mamífero	Sociobiología	Referencias
ERETHIZONTIDAE Puercoespines del Nuevo Mundo (*Erethizon* y otros). De Alaska a América del Sur.	*Solitarios.* Las áreas de actividad solapan, estando señalizadas por olores. El apareamiento es lento y el cuidado maternal prolongado.	Eisenberg (1966), Starrett (1967)
CAVIIDAE Cobayas y conejillos de Indias (*Cavia, Microcavia* y otros). Liebres de la Patagonia *(Dolichotis)*. América del Sur.	*Solitarios y territoriales.* Un macho puede acomodar a múltiples hembras en su área, mientras que éstas mantienen una dominación en áreas menores propias. En *Microcavia,* las hembras toleran a las hijas hasta el nacimiento de la próxima camada, mientras que los machos se congregan cerca de las hembras receptivas y forman órdenes de dominación. Las parejas de *Dolichotis* parecen compartir los territorios a través de camadas sucesivas.	King (1956), Kunkel y Kunkel (1964), Rood (1970), Eisenberg (comunicación personal)
HYDROCHOERIDAE Capibaras *(Hydrochoerus)*. América Central y del Sur.	*Sociales.* Son los roedores mayores. Forman pequeñas manadas de 3-30, compuestas por ambos sexos y diversas edades, formadas al menos en parte por grupos familiares.	Starrett (1967), Matthews (1971)
CAPROMYIDAE Hutías (*Capromys, Geocapromys* y otros).	*Solitarios.* Alguna dispersión y evitación mutua, pero relativamente tolerantes formando grupos en cautividad.	Clough (1972)
MYOCASTORIDAE Nutrias, coipúes *(Myocastor)*. Sudamérica.	*Familiares.*	Ehrlich (1966)
DASYPROCTIDAE Agutíes *(Dasyprocta* y *Myoprocta)*, pacas (*Cuniculus* y otros). Américas Central y del Sur.	*Solitarios o en parejas.* En cautividad se forman grupos, pero la dispersión parece ser regla en estado salvaje. El macho y la hembra comparten el territorio, defendiéndose cada uno contra los miembros de su propio sexo.	Starrett (1967), Kleiman (1971, 1972a), Eisenberg (comunicación personal)
CHINCHILLIDAE Chinchillas *(Chinchilla)*, vizcachas *(Lagidium, Lagostomus)*. Sudamérica.	*Diversos.* La vizcacha montaraz *(Lagidium)* forma corrillos de 2-5 individuos de todos los sexos y edades, formadas al menos en parte por familias. Los corrillos se reúnen en «colonias» (poblaciones densas) de hasta 75 individuos. En la época de celo, las hembras se hacen hostiles, los machos vagabundean por un sistema de madrigueras y pueden ocupar éstas en grupos.	Pearson (1948), Starrett (1967)
THRYONOMYIDAE Ratones de los cañaverales *(Thryonomys)*. África.	*Harén.*	Ewer (1968)
OTRAS FAMILIAS DE ROEDORES Otras 24 familias vivientes, muchas pequeñas y raras, y generalmente poco conocidas.	*Diversos.* Poco conocidos.	Arata (1967), McLaughlin (1967), Packard (1967), Starrett (1967)
ORDEN MYSTICETI		
BALAENIDAE Ballenas verdaderas *(Balaena, Caperea)*.	*Diversos. Caperea:* solitarios o en parejas. *Balaena:* solitarios o en familias de macho, hembra y jóvenes.	Slijper (1962), Norris (1966, 1967), Rice (1967), Mörzer Bruyns (1971)
ESCHRICHTIIDAE Ballenas grises *(Eschrichtius)*.	*Varía con la estación.* Las ballenas migran en solitario o en manadas de hasta 12; en las zonas árticas de alimentación, forman agregaciones dispersas, tendiendo hembras y jóvenes a separarse de los machos.	Ídem

Tabla 23-1 *(continuación)*

Tipo de mamífero	Sociobiología	Referencias
BALAENOPTERIDAE		
Rorcuales: ballenas azules, de aleta y sei *(Balaenoptera)*; y ballenas gibosas *(Megaptera)*.	*Sociales.* Manadas de tamaño variable, que se funden en agregaciones mayores en las ricas áreas de alimentación. *Megaptera* es bien conocido por sus elaborados cantos; esta ballena a menudo forma grupos familiares de macho, hembra y joven.	Slijper (1962), Norris (1966, 1967), Rice (1967), Mörzer Bruyns (1971), Payne y McVay (1971)
ORDEN ODONTOCETI		
ZIPHIIDAE		
Ballenas picudas, incluyendo a las de hocico en forma de botella (*Ziphius* y otros).	*Diversos.* Algunas especies son evidentemente solitarias *(Mesoplodon, Ziphius)*, pero *Hyperoodon* forma prietos y bien coordinados grupos de 10 individuos o más.	Norris (1966, 1967), Rice (1967), Mörzer Bruyns (1971)
MONODONTIDAE		
Belugas *(Delphinapterus)* y narvales *(Monodon)*.	*Sociales.* Forman cardúmenes de tamaño variable.	Ídem
PHYSETERIDAE		
Cachalotes *(Physeter, Kogia)*.	*Sociales.* Hembras y jóvenes viajan en prietos cardúmenes de crianza, acompañados de uno o más machos adultos («directores»); los machos más jóvenes forman a menudo dispersos cardúmenes de solteros. Los cardúmenes a veces se funden en grandes agregaciones temporales de hasta 1000 individuos.	Caldwell y col. (1966), Norris (1966, 1967), Rice (1967)
PLATANISTIDAE		
Delfines de río de hocico largo (*Platanista, Inia* y otros).	*Sociales.* Viajan en pequeños cardúmenes de menos de una docena de individuos.	Layne (1958), Layne y Caldwell (1964), Rice (1967)
STENIDAE		
Delfines de pico largo y tucuxis *Steno, Sotalia* y *Sousa*.	*Sociales.* Viajan en cardúmenes de tamaño variable; hasta 1000 individuos en cardúmenes de *Steno*, pero lo más común son menos de 10 miembros.	Rice (1967), Mörzer Bruyns (1971)
PHOCOENIDAE		
Marsopas (*Phocoena* y otros).	*Sociales.* Los cardúmenes contienen por lo común 6 miembros o menos; a veces persiguen peces según formaciones en forma de media luna.	Rice (1967), Mörzer Bruyns (1971), Vaughan (1972)
DELPHINIDAE		
Delfines oceánicos, «marsopas», ballenas asesinas (*Delphinus, Orcaella, Orcinus, Lissodelphis, Grampus, Stenella, Tursiops* y otros).	*Sociales.* Cardúmenes de tamaño muy variable; agregaciones de hasta 100 000 se han observado en *Delphinus delphis*. Las ballenas piloto *(Globicephala scammoni)* viajan según un amplio frente, escindiéndose a menudo en subgrupos de la misma edad y sexo, «holgazaneando» luego en grupos mixtos. Las ballenas asesinas *(Orcinus orca)* cazan leones marinos, ballenas y otros delfines, en grupos bien coordinados.	Tavolga y Essapian (1957), Norris y Prescott (1961), Dreher y Evans (1964), Norris (1966, 1967), Rice (1967), Evans y Bastian (1969), Pilleri y Knuckey (1969), Martinez y Klinghammer (1970), Mörzer Bruyns (1971), Caldwell y Caldwell (1972), Saayman y col. (1973), Tayler y Saayman (1973)
ORDEN CARNIVORA		
Cánidos, felinos, prociónidos, úrsidos, mustélidos, vivérridos, hiénidos, etc.	*Véase el capítulo 25.*	
ORDEN PINNIPEDIA		
OTARIIDAE		
Focas con orejas *(Otaria, Eumetopias, Neophoca, Zalophus)*, Otarias *(Arctocephalus, Calorhinus)*.	*Sociales.* En la época de celo, los otariidos se reúnen en grandes manadas en playas y otros lugares costeros protegidos, donde los grandes machos guardan territorios que contienen harenes de hembras y jóvenes.	McLaren (1967), Orr (1967), Peterson y Bartholomew (1967), Stains (1967), Peterson (1968), Schusterman y Dawson (1968), Farentinos (1971), Matthews (1971), Stirling (1971, 1972), Caldwell y Caldwell (1972), Nishiwaki (1972)

Tabla 23-1 *(continuación)*

Tipo de mamífero	Sociobiología	Referencias
ODOBENIDAE Morsa *(Odobenus)*.	*Sociales*. Las manadas de machos permanecen apartadas de las compuestas por hembras y jóvenes, excepto durante la época de celo, cuando luchan entre sí. Los harenes no parecen formarse. Las relaciones materno-filiales son mantenidas durante 3 años.	Eisenberg (1966), Perry (1967), Stains (1967)
PHOCIDAE Focas sin orejas, incluyendo a las focas comunes *(Phoca)*, focas grises *(Halichoerus)*, focas leopardo *(Hydrurga)*, elefantes marinos *(Mirounga)*, focas barbudas *(Erignathus)*, focas fraile *(Monachus)*, focas encapilladas *(Cystophora)* y otras.	*Altamente diversos*. Desde casos solitarios *(Hydrurga)*, hasta gregarios, pero con poca organización y actividad sexual promiscua *(Erignathus, Monachus)*, formación de parejas durante la época de celo y con espaciamiento entre familias *(Cystophora)*, y formación de harenes semejante a los otaríidos *(Halichoerus, Mirounga)*.	Bartholomew (1952, 1970), Scheffer (1958), Bartholomew y Collias (1962), Carrick y col. (1962), Eisenberg (1966), Stains (1967), Peterson (1968), Ray y col. (1969), Nicholls (1970), Caldwell y Caldwell (1972), Le Boeuf y col. (1972), Nishiwaki (1972), Le Boeuf (1974)
ORDEN TUBULIDENTATA ORYCTEROPODIDAE Cerdos hormigueros *(Orycteropus)*. África.	*Solitarios*. Hembras acompañadas por 1 y a veces 2 descendientes.	Eisenberg (1966), Hoffmeister (1967), Pagès (1970)
ORDEN HYRACOIDEA PROCAVIIDAE Damanes *(Procavia, Dendrohyrax, Heterohyrax)*. África y península arábiga.	*Sociales*. *Dendrohyrax* en grupos familiares compuestos macho, hembra y su prole; *Procavia* en «colonias», en las que la unidad es un macho y un harén de hembras y descendientes.	Coe (1962), Eisenberg (1966), Hoffmeister (1967), Rahm (1969), Matthews (1971)
ORDEN SIRENIA DUGONGIDAE Dugong *(Dugong)*. De África Oriental a las islas Salomón.	*Sociales*. Van en pequeños grupos, que al menos algunas veces, son grupos familiares.	Eisenberg (1966), Jones y Johnson (1967)
TRICHECHIDAE Manatíes *(Trichechus)*. De Florida a Sudamérica, África Occidental.	*Solitarios o débilmente sociales*. La unidad básica es la madre y un solo joven, pero se forman agregaciones dispersas bajo algunas circunstancias.	Moore (1956), Eisenberg (1966), Bertram y Bertram (1964), Jones y Johnson (1967)
ORDEN PERISSODACTYLA Caballos, cebras, tapires, asnos y rinocerontes.	*Véase el capítulo 24.*	
ORDEN ARTIODACTYLA Cerdos, pecaríes, hipopótamos, camellos, venados, jirafas, antílopes, ovinos, bovinos, etc.	*Véase el capítulo 24.*	
ORDEN PROBOSCIDEA Elefantes.	*Véase el capítulo 24.*	

Tabla 23-2

Distribución filogenética de los sistemas sociales dentro de los quirópteros, mostrándose la gran diversidad a nivel de género y unidades inferiores. (Basado en Bradbury 1975.)

Tipo de murciélago	A Solitario excepto en la cópula y en la asociación materno-filial	B Sexos separados menos en el apareamiento	C Los sexos se segregan al alumbramiento; sexos juntos otras veces	D Familias monógamas	E Harenes anuales	F Grupos anuales de muchas hembras y muchos machos
PTEROPODIDAE (murciélagos frugívoros, «zorros voladores»)						
Pteropus eotinus		X				
P. geddiei		X				
P. giganteus						X
P. poliocephalus		X				
P. scapulatus		X				
Epomops franqueti	X					
Megaloglossus woermanni	X					
Rousettus leschenaulti			X			
RHINOPOMATIDAE (murciélagos de cola de ratón)						
Rhinopoma hardwickei			X			
EMBALLONURIDAE (murciélagos con alas en saco, murciélagos fantasma)						
Balantiopteryx plicata			X			
Diclidurus alba	X					
Rhynchonycteris naso						X
Saccopteryx bilineata					X	
S. leptura						X
Taphozous melanopogon			X			
T. nudiventris			X			
T. peli				X		
NYCTERIDAE (murciélagos híspidos)						
Nycteris (arge, hispida, nana)				X		
RHINOLOPHIDAE (murciélagos de cabeza de herradura, murciélagos rinologos del Viejo Mundo)						
Hipposideros atratus		X				
H. beatus				X		
H. brachyotis				X		
H. commersoni			X			
H. diadema			X			
Rhinolophus rouxi		X				
R. clivosus			X			
R. lepidus			X			
PHYLLOSTOMATIDAE (murciélagos mojarra o vampiro de lanza americanos)						
Macrotus waterhousii			X			
Mormoops megalophylla		X				
Phyllostomus discolor					X	
P. hastatus					X	

Tabla 23-2 *(continuación)*

Tipo de murciélago	A Solitario excepto en la cópula y en la asociación materno-filial	B Sexos separados menos en el apareamiento	C Los sexos se segregan al alumbramiento; sexos juntos otras veces	D Familias monógamas	E Harenes anuales	F Grupos anuales de muchas hembras y muchos machos
VESPERTILIONIDAE (murciélagos comunes)						
Antrozous pallidus			X			
Eptesicus fuscus			X			
E. minutus	X					
E. rendalli	X					
Kerivoula (harrisoni, papillosa, picta)				X		
Lasiurus borealis	X					
L. cinereus	X					
Myotis (*austroriparius* y otros)			X			
Miniopterus australis			X			
M. schreibersii			X			
Plecotus auritus			X			
P. townsendii			X			
Pipistrellus (*pipistrellus* y otros)			X			
MOLOSSIDAE (murciélagos mastín, murciélagos de cola libre)						
Tadarida brasiliensis			X			
T. major			X			
T. midas					X	
T. pumila			X			

tres o más «grados» de evolución social. En un taxón dado, algunos pueden ser solitarios, otros monógamos o formadores de harenes o vivir en grupos permanentes de sexos mezclados. La combinación de tales sistemas mostrada por especies relacionadas varía de una familia a otra, y no puede predecirse fácilmente a partir de los conocimientos existentes sobre otros aspectos de la historia natural. Bradbury (1975), cuyas excelentes revisiones son la base de esta conclusión, cita un ejemplo del género *Saccopteryx* para ilustrar hasta qué punto pueden ser sutiles los factores ambientales que controlan la evolución social. En Trinidad, los grupos de *S. bilineata* descansan principalmente en los espolones de los grandes árboles. Cuando son molestados por un ave o un mamífero, los murciélagos se ponen a salvo en los huecos oscuros que quedan entre los espolones y permanecen inmóviles. Este hábito permite la formación de agregaciones estables y moderadamente grandes y, a partir de ahí, un sistema social más elaborado. Los machos mantienen harenes anuales mientras compiten entre sí por medio de complejos cantos, ladridos, y revoloteos. La especie próxima *S. leptura*, se da en las mismas localidades, pero forma grupos de cinco individuos o menos, en los troncos expuestos de los árboles. Cuando son molestados, por lo común vuelan inmediatamente hacia otro lugar normalmente conocido. Evidentemente, como resultado de esta estrategia de fuga, y más particularmente el pequeño tamaño del grupo lo necesita, los machos de *S. leptura* no forman harenes, y su repertorio de señales es menor que el de *S. bilineata*. El caso de *Saccopteryx* recuerda mucho a las dos estrategias defensivas principales de las avispas sociales. Algunas especies, en particular los numerosos miembros del género neotropical *Mischocyttarus*, forman colonias pequeñas que maduran con rapidez, y que vuelan hacia nuevos lugares al ser atacados por hormigas legionarias u otros depredadores de consideración. Otros, como los miembros de *Chartergus*, *Polybia* y *Vespa*, construyen nidos parecidos a fortalezas que pueden resistir los ataques de casi cualquier depredador. Las últimas especies se caracterizan por colonias muy grandes, marcadas diferencias físicas entre reinas y obreras, y sistemas de comunicación más elaborados (Jeanne, 1975).

Un número reducido de otras tendencias, es visible entre los Chiroptera. Las especies menores de murciélagos, que son las que tienen más dificultades con la termorregulación, tienden a anidar más en lugares protegidos como cuevas y huecos de grandes árboles. En consecuencia, forman agregaciones mayores y, como regla, se agrupan mientras descansan, rasgos que establecen la etapa de evolución de las formas más avanzadas de organización social. Pero la correlación es débil. Uno de los sistemas más espectaculares de lek, se produce en la especie de gran tamaño y sexualmente dimórfica, *Hypsignathus mons-*

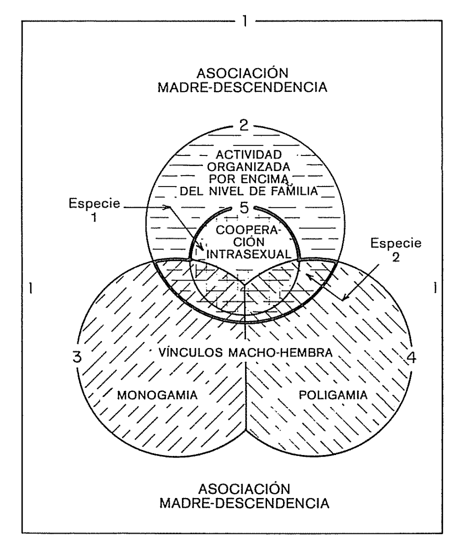
trosus, un murciélago africano que también descansa abiertamente en las bóvedas forestales. Las agregaciones descomunales permanentes se forman en los árboles, a cargo de los grandes murciélagos frugívoros de la familia Pteropidae, evidentemente como mecanismo defensivo contra los depredadores. Las correlaciones entre dieta y sistemas sociales aún son débiles, y quizás no existan.

Los otros órdenes de mamíferos también se caracterizan por una relativa intratabilidad del análisis evolutivo rápido. Éste es en gran medida el caso de los grupos de placentarios mayores y más interesantes, incluyendo a los roedores, artiodáctilos y primates. También es el de los marsupiales, que nos proporcionan un gran experimento evolutivo fuera de los euterios. En el caso de artiodáctilos y primates, el análisis ha empezado a alcanzar suficiente profundidad como para establecer correlaciones a nivel de géneros y especies. Estos grupos de mamíferos serán los temas de capítulos especiales posteriores. También es posible en la actualidad estar seguros hasta cierto punto, del grado relativo de labilidad evolutiva en los rasgos sociales individuales. En el capítulo 27, se utilizará el procedimiento para ayudar a reconstruir la temprana evolución del hombre.

FORMAS GENERALES

Los detalles de la evolución social de los mamíferos se resumen mejor, no mediante un árbol filogenético general, sino mediante el diagrama de Venn que puede verse en la figura 23-1. Este arreglo reconoce que la estrecha relación materno-filial, es universal, y que los otros rasgos sociales se ponen o quitan a nivel de género o de especie con relativa facilidad. El recuadro encierra el conjunto de todas las especies de mamíferos en un momento dado. Los cambios evolutivos en las especies individuales se designan como trazos en el tiempo a través de las fronteras entre subconjuntos. Pueden delimitarse subconjuntos adicionales menores. Los detalles varían, por ejemplo, en el sistema de cooperación intrasexual, en el grado de cohesión y en la apertura de las sociedades. También, la mayoría de formas de interacción cambian estacionalmente en una u otra especie, y las formas de estos cambios difieren a nivel de especie.

A pesar de las irregulares distribuciones de sistemas sociales particulares entre especies, pueden detectarse ciertas amplias tendencias filogenéticas dentro de los mamíferos como un todo, y dentro de unos pocos de sus órdenes mayores (Eisenberg, 1966). Los primeros grupos, como los marsupiales e insectívoros más primitivos vivientes tienden, como se esperaba, a ser solitarios. Las especies que buscan comida por la noche o bajo el suelo, también son predominantemente solitarias. Como regla, los sistemas sociales más complejos dentro de cada orden, se dan en los miembros físicamente mayores. Esto se cumple, por ejemplo, en marsupiales, roedores, ungulados, carnívoros y primates. Quizás la tendencia refleja parcialmente el simple



"SOLITARIOS"

Sólo 1: grupos materno-filiales, con machos que los visitan sólo con propósitos de apareamiento

SOCIALES

Sólo 2: manadas, cardúmenes y otros grupos en movimiento desorganizados.

Sólo 3: parejas unidas, a menudo territoriales.

Sólo 4: harenes, a menudo territoriales.

5: jaurías, bandas, tropas.

2 + 3, 2 + 4, y 5 (línea gruesa): sociedades estructuradas por encima del nivel de familia.

Figura 23-1

La diversidad de sistemas sociales en los mamíferos puede verse en un diagrama de Venn, que delimita a las especies que poseen combinaciones de rasgos sociales particulares. El cuadro encierra a todas las especies de mamíferos en un momento dado, y los círculos a los subconjuntos de especies que poseen rasgos sociales individuales. El trazo grueso del centro encierra a las especies de mamíferos que se considera presentan las organizaciones sociales más avanzadas. Los árboles filogenéticos y los grados evolutivos no se emplean, debido a la gran complejidad de modelos creada por la labilidad de la mayoría de rasgos sociales a nivel de género y especie, lo que hace impracticables los diagramas generalizados de esta naturaleza. Sin embargo, la evolución inferida de las especies individuales puede ser representada como trazos a través de los subconjuntos, como ilustran los casos de las especies imaginarias 1 y 2.

hecho de que los mayores animales buscan comida por el suelo y durante el día. Pero otra correlación significativa debe ser su creciente inteligencia. Las mayores formas de cada grupo taxonómico, independientemente de su forma de vida, poseen ordinariamente cerebros mayores y más complejos desde un punto de vista estructural, siendo capaces de aprender más. Finalmente, las especies adaptadas a vivir en ambientes abiertos, es más probable que sean sociales. Por ejemplo, los más sociales de todos los marsupiales son las especies de canguros y ualabíes que pacen por las praderas y bosques abiertos de Australia. Las pocas especies de roedores que se sabe forman camarillas de sexos mezclados, habitan todas en las praderas. Entre los ungulados, las grandes manadas están formadas predominantemente por especies limitadas a las praderas y sabanas. Aunque en la mayoría de los casos las manadas están muy toscamente organizadas, las de caballos, muflón de las Rocosas, elefantes y unas pocas otras formas, comprenden sociedades cohesivas y altamente organizadas.

Lo que queda de este capítulo se dedicará a tres especies de mamíferos, poseedoras de la forma más avanzada de comportamiento social en sus propios grupos. El ualabí de cola de látigo y el perrillo de las praderas de cola negra, se localizan en los ápices de los marsupiales y roedores, respectivamente. El delfín es una especie prometedora, pero enigmática, que representa a los cetáceos (órdenes Mysticeti y Odontoceti, que incluyen a todas las ballenas y delfines), el menos comprendido de todos los grupos principales de mamíferos. En los cuatro capítulos siguientes, con los que termina este libro, se presentarán revisiones más próximas a la complexión, acerca de ungulados, carnívoros y primates.

EL UALABÍ DE COLA DE LÁTIGO
(Macropus parryi)

Estos animales, que probablemente sean los más sociales de todos los marsupiales vivientes, se pueden encontrar desde el norte de Australia hasta el nordeste de Nueva Gales del Sur. Su hábitat predilecto es el bosque de *Eucalyptus*, con abundante hierba. Estos atractivos y pequeños macrópodos son pacedores diurnos, alimentándose exclusivamente de hierba y algunas otras plantas herbáceas, incluyendo a los helechos. Una población en libertad fue estudiada por John H. Kaufmann (1974a) en Gorge Creek, en el Richmond Range de Nueva Gales del Sur, durante un período de 13 meses. Los animales se hallaron agrupados en tres grupos vagamente organizados, que permanecían estables a lo largo del año. Cada grupo contenía de 30 a 50 miembros. La tasa sexual de los adultos difería grandemente de uno a otro, siendo posible que la tasa total estuviera equilibrada en la población global. Aunque los datos son fragmentarios, parece que al menos algunos de los machos subadultos vagan de uno a otro grupo, mientras que las hembras raramente lo hacen, de darse el caso.

Los tres grupos ocupaban áreas de actividad casi exclusivas de 71, 99 y 110 hectáreas, respectivamente. El solapamiento era sólo de 10 hectáreas en los dos casos en que fue posible una medición de confianza. Los encuentros entre grupos no eran comunes, pero amigables. Desembocaron en una fusión temporal de los grupos en una sola agregación, que permanecían y comían juntos. En tales ocasiones, los ualabíes desafiaban a los individuos pertenecientes a otros grupos, mucho más de lo que lo hacían con los miembros de su propio grupo. Animales de todas las edades se mezclaban con facilidad, mientras que los machos adultos luchaban por la dominación y cortejaban a las hembras sin particular referencia aparente a la afiliación en el grupo.

Dentro del área de actividad de todo el grupo, los miembros individuales usaban áreas menores propias. Kaufmann fue capaz de distinguir una forma de movimiento diurno relativamente constante por parte de cada grupo, según el cual los individuos agregados durante la noche entre los árboles, se escindían en grupos irregulares menores para buscar comida por terreno abierto durante el día. La forma variaba de alguna manera en cuanto a detalles entre grupos. Uno, por ejemplo, se escindía regularmente en dos grandes subgrupos de 15 o más, mientras se alejaban del lindero del bosque muy de mañana. Durante la mitad del día, los miembros se movían en grupos dispersos que frecuentemente cambiaban de tamaño y composición. Al final de la tarde, algunos de los subgrupos se unían antes de volver al lindero. En ocasiones, virtualmente todo el grupo volvía a juntarse antes de regresar. Los otros dos grupos, que habitaban en zonas con distintas distribuciones de la vegetación, no migraban arriba y abajo de los linderos. Sin embargo, aún tendían a agregarse en áreas abiertas durante el día.

Este régimen casual se reflejaba en un débil e individualista sistema de organización social. El grupo de ualabíes era poco más que una agregación toscamente estructurada, con individuos y pequeños grupos que realizaban distintas actividades con una gran proximidad (véase la figura 23-2). Existían jerarquías de dominación entre los subadultos y los adultos. Eran difusas y se expresaban con poca frecuencia por parte de las hembras, pero muy marcadas, lineales y reforzadas con intervalos frecuentes en el caso de los machos. El comportamiento agresivo estaba altamente ritualizado. Su forma más débil era el desplazamiento físico, en el que un ualabí hacía que otro se moviera hacia un lado. El primer animal a veces simplemente se aproximaba y olía al otro, o le tocaba el hocico, induciéndolo a marcharse. En ocasiones, saltaba sobre su oponente por detrás y lo agarraba por la parte media. El desplazamiento se daba con más frecuencia cuando los machos peleaban por el acceso a una hembra, o cuando éstas intentaban evitar a los machos amorosos. En caso de conflicto entre machos, el desplazamiento conducía a menudo a persecuciones y peleas. Kaufmann se impresionó por la naturaleza «caballerosa» de las peleas en la población de Gorge Creek. Un macho usualmente desafiaba a otro permaneciendo erecto —la posición de lucha— y quizás también poniendo sus patas delanteras suavemente sobre el cuello del oponente, o sobre la parte su-

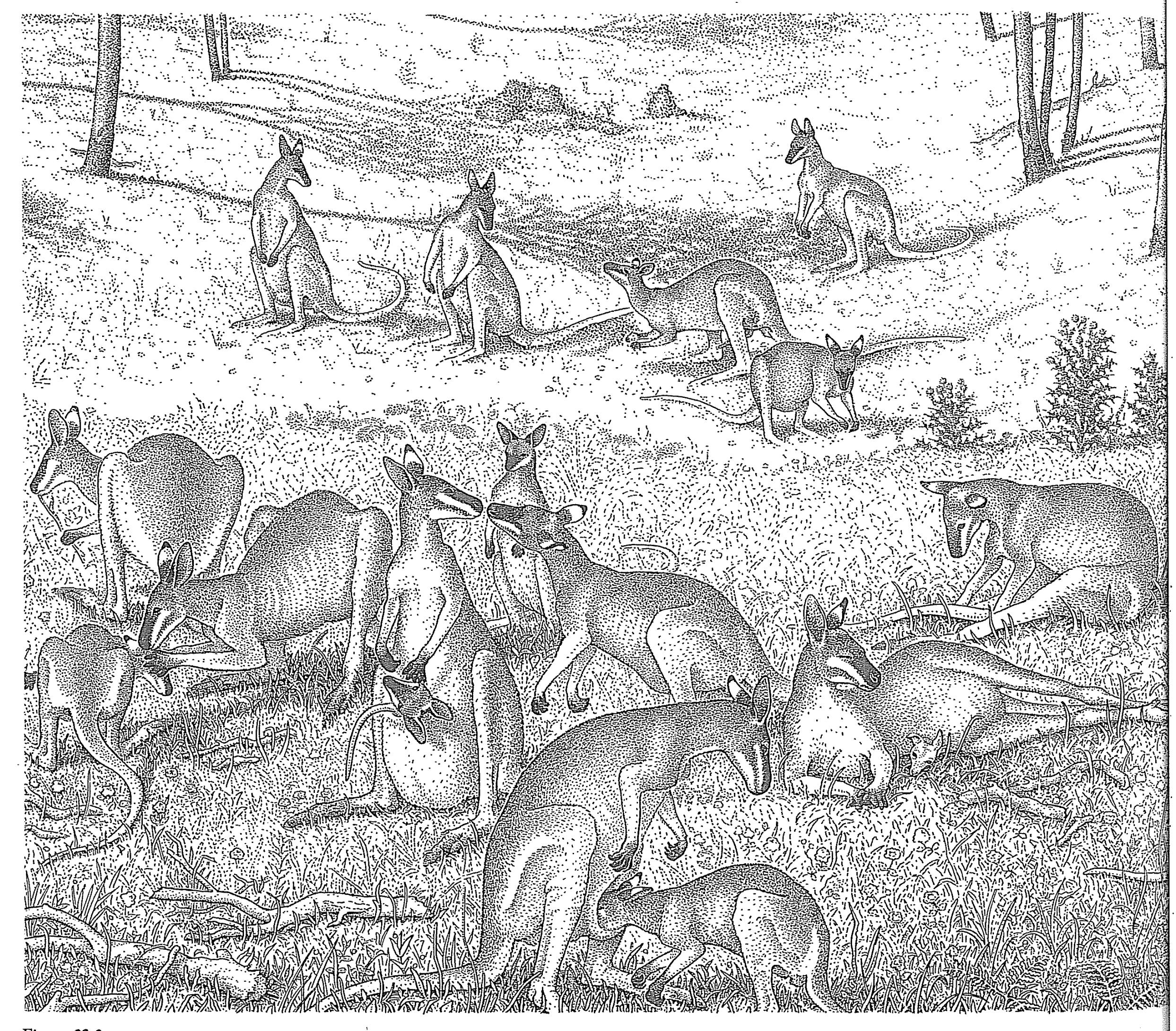


Figura 23-2

Grupo de ualabíes de la especie Macropus parryi, *considerada como la más social de todos los marsupiales. La escena está tomada en Gorge Creek, en Nueva Gales del Sur, a principios de la mañana. Todo el grupo está aún reunido, pero los ualabíes pronto empezarán a escindirse en subgrupos menores, que se moverán hacia áreas más abiertas para alimentarse. Virtualmente no existe coordinación en el grupo como un todo. Los individuos y los grupos reducidos realizan diversas actividades, dentro de una estrecha proximidad entre sí. Al fondo, varias hembras y animales jóvenes descansan, se asean y ejecutan los primeros movimientos de alimentación. A la izquierda, pueden verse dos hembras husmeándose mutuamente para identificarse. A la derecha del centro, dos machos se*



enzarzan en un combate ritual que determina el rango en la jerarquía de dominación. Un tercero observa el encuentro. En la parte trasera de este grupo, un macho inspecciona el área cloacal de una hembra, procedimiento usado con frecuencia para investigar si las hembras se hallan en estro. Al fondo, a la izquierda, un macho en cortejo se inclina hacia una hembra en estro, mientras escarba la tierra y la hierba. Tres machos subordinados rodean a la pareja, cada uno de los cuales se apresta a iniciar el cortejo en caso de que el macho dominante abandonara las proximidades. El hábitat es el bosque abierto. El suelo está cubierto de hierba y trébol, con helechos y abrojos esparcidos. (Dibujo de Sarah Landry; basado en J. H. Kaufmann, 1974.)

perior del cuerpo. Cuando se aceptaba el desafío, la lucha se desarrollaba de una forma predecible. Los combatientes se enfrentaban entre sí, permaneciendo erectos y procurando crecer lo más posible apoyándose sobre los dedos de las patas traseras. Entonces golpeaban con las garras abiertas la cabeza, hombros, pecho y cuello del otro. Se ponía más fuerza en el movimiento de retorno que en la extensión. A veces, estas acciones daban lugar a una lucha, en la que ambos machos se agarraban por el cuello o los hombros, intentando deshacerse del otro. En un pequeño porcentaje de las peleas, un animal golpeaba a su oponente en el abdomen con las patas traseras. Esto se hacía con una fuerza que distaba mucho de ser la máxima, e indicaba usualmente que el que golpeaba estaba a punto de dejar la lucha. La pelea servía de forma clara, para reforzar las relaciones de dominación entre machos. Se iniciaba en la mayoría de casos por el animal de rango superior, y era más vigorosa entre machos de casi el mismo rango. Nunca se observó que desembocara en lesiones visibles.

El rango superior tenía mayor acceso a las hembras en estro. En las pocas horas que una hembra permanecía en estas condiciones, hasta media docena de machos o más la rastreaban. Más por lo común, sólo el macho alfa copulaba con ella. Cuando este individuo se hallaba ocupado con otra hembra en estro, el macho de segundo rango tomaba su lugar. La poca duración y el momento no predecible del estro, provocaban gran cantidad de búsqueda sexual por parte de los machos. De hecho, la interacción social abierta más común que se observó entre los ualabíes de cola de látigo, fue el «chequeo» sexual de las hembras por parte de los machos. Kaufmann cree que virtualmente todos los machos examinan a la mayoría de hembras del grupo, o a todas, cada día. Desde el preciso instante en que las hembras se hallan fuera del estro todos los días, excepto en una pequeña fracción de ellos, y sólo los machos dominantes tienen una razonable oportunidad de éxito, la mayoría de los esfuerzos no deben servir para nada. No obstante, esto mantiene a todos los machos en un estado de alerta en el caso de que eventualmente puedan tener una oportunidad. En Gorge Creek, el procedimiento de examen era inicialmente olfativo. De forma típica, el macho se aproximaba a la hembra por detrás y olfateaba rápidamente su cola, pudiendo llegar incluso a levantarla, tocando y lamiendo su cloaca. Ocasionalmente, la hembra respondía miccionando en la boca del macho. A continuación, el macho se situaba frente a la hembra, empujándola con la cabeza o moviéndola arriba y abajo, y de izquierda a derecha. A veces, él cruzaba las patas delanteras sobre su tórax o las posaba suavemente sobre su cabeza u hombros. Cuando la hembra no se hallaba en estro, su respuesta habitual era la de marcharse o la de golpearlo con las patas hasta que era él quien se retiraba. A medida que la hembra entraba en estro, las aproximaciones se hacían más prolongadas y persistentes. Al principio, la rastreaban los machos de bajo rango, pero en el momento culminante del estro eran invariablemente expulsados por el macho de más alto rango de la vecindad. Se establecía entonces una relación exclusiva de apareamiento que duraba desde uno hasta cuatro días. A veces, la hembra se ponía a correr, conduciendo a su consorte y a los otros machos hacia una persecución salvaje.

Los ualabíes de cola de látigo en Gorge Creek se olfateaban a menudo entre sí en diversos contextos no sexuales, lo que condujo a la sospecha de que la comunicación olfativa constituye un considerable suplemento a las ostentaciones visuales, más obvias. El aloaseo era sorprendentemente raro. Consistía principalmente en lameduras, limitándose en su mayor parte a interacciones entre las madres y su descendencia, así como entre los jóvenes, produciéndose raramente entre machos en lucha. Así pues, el comportamiento no juega el papel conciliador tan conspicuo como en primates y en otros órdenes de placentarios.

El juego entre los ualabíes se hallaba débilmente desarrollado en comparación con la mayoría de euterios. Se limitaba casi por completo a interacciones entre las madres y su prole, consistiendo en movimientos de simulacro sexual y de agresividad. Cuando los machos subadultos iniciaban peleas, éstas eran «serias» y conducían directamente a la formación de jerarquías de dominación. Así pues, en este contexto la pelea era casi funcional y no un juego verdadero.

En resumen, el ualabí de cola de látigo presenta un interés excepcional debido a que representa el límite de la evolución social, en un grupo principal de mamíferos filogenéticamente apartados de todos los demás estudiados hasta la fecha. A pesar de que hayan surgido comportamientos complejos y ritualizados en la evolución del cortejo y de la agresión, dando como resultado un sistema de dominación bien desarrollado entre los machos, los ualabíes aparentemente no han producido otros sistemas de organización interna. Sus agregaciones son estables, y el área de actividad del grupo es persistente y casi exclusiva. La tolerancia entre grupos es notablemente elevada, pudiendo estar facilitada por el reconocimiento de los individuos del grupo. En este especial sentido, los ualabíes de cola de látigo se parecen a los chimpancés. Pero en otros aspectos, su comportamiento es muy individualista, y la forma social total en períodos cortos de tiempo, tiende a ser caótica. A pesar de que las agresiones juegan un importante papel en su vida social, el aloaseo no ha evolucionado hasta un nivel compensador, como en la mayoría de euterios. Finalmente, las relaciones materno-filiales son tan complejas como en los euterios sociales, pero las relaciones entre jóvenes coetáneos siguen siendo rudimentarias. El juego social entre semejantes virtualmente no existe, a pesar del hecho de que las interacciones adultas particulares con las que normalmente se relaciona el juego, sean tan complejas y personalizadas como en los demás mamíferos.

EL PERRILLO DE LAS PRADERAS DE COLA NEGRA
(Cynomys ludovicianus)

Las especies de roedores que viven en los hábitats más expuestos, tienden a formar densas poblaciones locales. Dentro de

estas «colonias» los individuos o los pequeños grupos sociales, mantienen sistemas de madrigueras separadas, defendiendo los pequeños territorios que rodean sus entradas. Los ejemplos incluyen a la ardilla ártica *(Spermophilus parryi)* en la tundra abierta, a las marmotas *(Marmota)* y vizcachas *(Lagidium)* en los prados alpinos, al ratón campestre *Microtus brandti* en las praderas, y otros. La culminación de esta tendencia, que ha aparecido de forma independiente en diversas líneas, está representada por el perrillo de las praderas de cola negra *(Cynomys ludovicianus)*, en las llanuras del norte. Esta especie ha sido estudiada con intensidad en estado salvaje, por J. A. King (1955), en Black Hills, Dakota del Sur. Sus resultados han sido confirmados y extendidos por W. J. Smith y col. (1955), en referencia tanto a poblaciones libres, como a otras cautivas en el zoológico de Filadelfia. El sistema de comunicación ha sido sometido a un meticuloso estudio por parte de Waring (1970).

En Black Hills, las poblaciones locales, a veces denominadas ciudades, llegan a contener hasta 1000 individuos. Las ciudades están físicamente divididas en distritos por linderos, corrientes o bandas de vegetación. Éstos se dividen a su vez en corrillos, que son las auténticas unidades sociales, separadas por características de comportamiento y no por rasgos ambientales. La composición media de los corrillos en las poblaciones estudiadas por King, era de 1,65 machos adultos, 2,45 hembras adultas, 3,57 machos inmaduros y 2,36 hembras inmaduras. El grupo descubierto contenía 38 individuos, es decir, 2 machos adultos, 5 hembras adultas, 16 machos inmaduros y 15 hembras inmaduras. Los corrillos mayores veían por lo común reducido su tamaño, a causa de la fisión y migración de los individuos.

Los miembros de los corrillos comparten madrigueras y se reconocen claramente entre sí, dentro de una misma asociación. Cuando dos miembros cualesquiera se encuentran, se «besan», tocándose con los labios y manteniendo las bocas abiertas con los dientes expuestos. Este intercambio de identificación quizás se originara como una muestra ritualizada de amenaza. Cuando los animales que se besan son miembros del mismo corrillo, simplemente se rozan al pasar. Pero a menudo empiezan a asearse entre sí. Uno se echa mientras el otro mordisquea su pelaje. Ocasionalmente, el beso termina con ambos animales yaciendo uno al lado del otro durante un rato, marchándose luego para comer juntos. Cuando ambos son extraños, el beso conduce a algo distinto. Levantan las colas, exponiendo las glándulas anales. Los roedores se turnan olfateando las glándulas, hasta que finalmente uno se marcha abandonando las proximidades.

El rasgo más extraordinario en la vida social de estos animales, es el hecho de que los límites territoriales del corrillo se suceden por tradición. La población de cada corrillo cambia constantemente a lo largo de períodos que van desde unos pocos meses hasta años, debido a natalidad, mortalidad y emigración. Pero las fronteras del corrillo siguen siendo las mismas, más o menos, siendo aprendidas por cada ardilla que nace dentro de ellas. Los animales jóvenes evidentemente adquieren esta información a través de continuos episodios de aseo por parte de otros miembros del corrillo, así como de rechazos por parte de los territoriales vecinos. Nuevos corrillos son formados por machos adultos que se aventuran en territorios adyacentes vacíos, comenzando a construir madrigueras en ellos. Son seguidos por unas pocas hembras adultas. Los jóvenes y subadultos son dejados en las madrigueras antiguas. El sistema de corrillos se rompe parcialmente cada año, a finales del invierno y principios de la primavera, cuando las hembras que crían a sus pequeños defienden partes del sistema de madrigueras contra advenedizos.

El aloaseo, en amplio contraste con la situación en ualabíes de cola de látigo, es la forma más común de interacción social en los perrillos de las praderas. Las crías son especialmente aficionadas a la actividad, persiguiendo con frecuencia a los adultos para presentarse a sí mismas en vistas al aseo. Además, los perrillos de las praderas emplean un repertorio excepcionalmente rico de señales auditivas y visuales. Cuando los depredadores potenciales se aproximan a las poblaciones, una onda de agitación, que realmente consiste en una nota aguda nasal, se extiende de una a otra madriguera. La llamada alcanza su máxima intensidad cuando un halcón o un águila se dejan ver. En este momento llega a ser tan distinto en cuanto a tono, proporción y duración, que en realidad constituye otra ostentación. Otro tipo de agitación, lenta e intermitente, se da cuando un animal defiende su territorio. La vocalización puede acompañarse de chasquidos de los dientes, especialmente cuando el animal está amenazando seriamente a sus oponentes. Las hembras que defienden sus madrigueras, proporcionan una agitación ruidosa distinta. Cuando un perrillo de las praderas es perseguido después de perder una pelea, emite un típico sonido que pudiera servir de señal de sumisión, para reducir la hostilidad del perseguidor. Finalmente, la más dramática de todas las ostentaciones es la llamada territorial «confiada». El animal se alza sobre sus cuartos traseros, emitiendo sobre la marcha una aguda sílaba por inspiración, entonces vuelve a caer al tiempo que ejecuta una segunda sílaba por espiración. El doble grito es a veces emitido con tanta fuerza, que la ardilla salta. Puede incluso perder el equilibrio hacia atrás. King ha comparado la vocalización, con el canto de advertencia de un ave macho a salvo en su propio territorio. Para un observador humano, parece que el perrillo de la pradera esté diciendo, «Este es el territorio de mi corrillo. Nada puede apartarme de él. Que los extraños se mantengan alejados».

La asociación entre la vida en ambientes abiertos y la avanzada organización social en los perrillos de las praderas de cola negra y en otros roedores, es una de las correlaciones más fuertes que se encuentran en todos los mamíferos. ¿Cuáles, de haber alguna, son las fuerzas motrices en el ambiente? La sugerida por King, y más o menos aceptada por la mayoría de estudiosos del tema (por ejemplo Carl, 1971, y Smith y col., 1973), es la depredación. Cuando un roedor llega a especializarse en la vida en los hábitats más expuestos, sustituye las

densas agregaciones y los sistemas comunales de alarma, por la cobertura de las rocas y la vegetación. Al mismo tiempo, los perrillos de las praderas de cola negra han variado en gran medida su dieta, desde las hierbas de la pradera carente de perturbaciones, hasta las hierbas que florecen en el suelo excavado de los sistemas de madrigueras. Este roedor ha usado su vida social para modificar el ambiente a su gusto. ¿O deberíamos decir que los perrillos de las praderas han modificado sus gustos con el ambiente socialmente alterado? Uno está tentado de elegir esta última hipótesis, la cual implica que la depredación es realmente la fuerza motriz, y que los otros cambios fueron postadaptaciones forzadas por el cambio original. Pero en este sentido no hay forma de estar seguros. En cualquier caso, está claro que la vida social ha permitido el desarrollo de poblaciones de roedores más densas, en ciertas secciones de la pradera, de lo que hubiera sido posible en otro caso. Las concomitancias demográficas de la seguridad de la existencia de los corrillos, son unas tasas de natalidad reducidas y una larga vida media. Las concomitancias en el comportamiento constituyen un nuevo repertorio rico en señales especializadas en el reconocimiento de los compañeros de grupo, y en diversas formas de defensa territorial.

DELFINES

¿Son los delfines más inteligentes que otros animales, y quizás igual que los seres humanos? ¿Se comunican entre sí mediante un lenguaje extraño que los observadores humanos aún no han descifrado? Estas nociones son ampliamente mantenidas por el público, e incluso, por los científicos, debido en gran parte a los dos libros de C. Lilly *Man and Dolphin* (Hombre y Delfín) (1961), y *The Mind of the Dolphin: A Nonhuman Intelligence* (La mente del Delfín: Una inteligencia que no es humana) (1967). En mi opinión, los libros de Lilly son engañosos hasta el punto de que rozan la irresponsabilidad. Lilly empieza con una asombrosa aseveración: «Dentro de una o dos décadas, la especie humana establecerá comunicación con otra especie: no humana, extraña, posiblemente extraterrestre, más probablemente marina; pero definitivamente muy inteligente, incluso quizás, intelectual». Este encuentro revelará «ideas, filosofías, formas y medios, no concebidos previamente por las mentes de los hombres» (Lilly, 1961). Esto llegará a importar rápidamente a los gobiernos, al igual que la bomba atómica puso a los físicos nucleares en el dominio de la conciencia pública. Para apoyar su tesis, Lilly tiene en cuenta al delfín. Pero habiendo aumentado tanto la expectación entre sus lectores, advierte modestamente que podría estar equivocado en relación con los delfines. Esta forma de discutir un tema la defiende vigorosamente diciendo: ¿No progresa la ciencia mediante la negación de hipótesis?

A pesar de que Lilly no establezca llanamente que el delfín y otros delfínidos sean las inteligencias extrañas que él busca, constantemente lo deja entrever. «Podrían tener una cultura nómada, podrían reunir en manadas a sus propios peces, no lo sabemos. Estos son hechos que aún no se han determinado». Se usan anécdotas para lanzar especulaciones. En un caso de rápida retirada por parte de ballenas asesinas, de un buque ballenero, se conjeturó que estos animales podían haberse dicho entre sí, «Hay una cosa fijada delante de estos barcos que puede disparar algo afilado, y que puede introducirse en nuestros cuerpos para explotar. Lleva una cuerda larga atada con la que se nos puede empujar». Esta fantasía se convierte entonces en una premisa para discusiones y especulaciones incluso más fuertes: «Contrastemos ahora esta 'conversación' con la de un cardumen de peces ... En primer lugar, se transmite mucha información sobre otro objeto, no sobre las ballenas asesinas, y este objeto se diferencia de otros similares que se hallen en las proximidades. Un particular aspecto de los distintos objetos es peligroso, y ellos dicen que lo es». Este ejemplo representa ampliamente la calidad total de la documentación y de la lógica de Lilly. Faltan estudios objetivos sobre el comportamiento bajo condiciones naturales, mientras que los «experimentos» encaminados a demostrar una inteligencia superior, consisten en su mayoría en anécdotas carentes de medidas cuantitativas y de controles. Los escritos de Lilly difieren de los de Herman Melville y Julio Verne, no precisamente por su mérito literario más modesto, sino básicamente por su falta de humor y su pretensión del todo injustificada de que constituyan un informe científico válido.

Me he ocupado con franqueza de estos dos libros, pues posiblemente sean los trabajos en sociobiología más leídos, y de todas formas han provocado una extraordinaria confusión tanto entre el público en general, como en una amplia audiencia de científicos. Han sido la fuente de innumerables artículos populares, varios libros similares de otros autores, y de una filmación de éxito. La mayoría de zoólogos simplemente los ignoran al escribir revisiones sobre comportamiento social, pero esta actitud de no comprometerse sólo sirve para perpetuar el mito que Lilly ayudó a crear. Es importante resaltar que no hay pruebas en el sentido de que los delfínidos estén más avanzados, desde los puntos de vista de comportamiento social e inteligencia, que los otros animales. En cuanto a inteligencia, el delfín probablemente esté situado entre el perro y el macaco rhesus (Andrew, 1962). La comunicación y organización social de los delfínidos, parecen ser de tipo mamífero convencional.

Las verdaderas bases sobre las que se creó el mito de la cultura extraña, son el innegable gran tamaño del cerebro de los delfines, así como la excepcional habilidad para imitar que tiene este animal. Como hicieran notar McBride y Hebb (1948), el cerebro del tursión del Atlántico *Tursiops truncatus* es tan grande como el del ser humano, pesando aproximadamente, de 1600 a 1700 g, siendo también comparable en cuanto al grado de circunvoluciones corticales. Pero el tamaño del cerebro y el área cortical, por sí solos, no constituyen precisamente medidas de inteligencia. La masa tiende a aumentar con el tamaño del cuerpo, por lo que el cachalote, un pariente gigantesco y apartado del delfín, posee un cerebro que llega a pesar hasta 9200 g.

Quizás el cachalote sea realmente un genio disfrazado; la posibilidad no puede descartarse del todo. Pero consideremos el cerebro de un elefante, que pesa aproximadamente 6000 g, es decir, cuatro veces más que el del ser humano. El comportamiento del más grande de los mamíferos terrestres es bien conocido en la actualidad, pudiendo estar razonablemente seguros de que su inteligencia está muy por debajo del nivel humano, siendo quizás comparable a la de los cercopitécidos más inteligentes. Además, en cuanto a repertorio de señales y a organización social, el elefante no difiere radicalmente de otros ungulados (véase el capítulo 24). Así pues, el tamaño de la masa encefálica, a pesar de estar ampliamente correlacionado con la inteligencia, no constituye una medida precisa de ella.

Sin embargo, la cuestión sigue siendo por qué el cerebro de los delfines es tan grande. La respuesta puede residir en la capacidad de imitación verdaderamente notable de estos animales. No sólo pueden amaestrarse con tanta facilidad como las focas y los chimpancés para ejecutar números circenses, sino que muestran una fuerte tendencia a imitar las acciones de otras especies en ausencia de ayudas. Lilly informó de que algunos delfines cautivos contestaban a las risas, silbidos y vítores de Bronx con sonidos similares. Frases como «Uno, dos, tres,» «TRR» y «Son las seis» también fueron imitadas, pero pobremente. Cuando Brown y col. (1966) pusieron a un tursión del Atlántico en el mismo tanque que un delfín del Pacífico de género *Stenella*, ejecutó un salto con giro como el de *Stenella* después de haber observado esta distinta maniobra sólo una vez. En la naturaleza, estos delfines no saltan de esta forma, y la especie del Atlántico nunca antes había tenido oportunidad de ver un salto con giro. Tayler y Saayman (1973) han proporcionado una notable serie de ejemplos adicionales con el tursión del océano Índico *(Tursiops aduncus)*. Al ponerlos en el mismo tanque en que había osos marinos de El Cabo, imitaron las posturas de sueño de éstos, así como diversos movimientos natatorios, de comodidad y sexuales. Un delfín observó a un submarinista limpiando las algas de una ventana de observación, procediendo entonces a repetir los movimientos mientras emitía sonidos similares a los producidos por la válvula de demanda de aire, así como columnas de burbujas que se parecían a las del aire espirado del submarinista. Uno observó a otro submarinista que retiraba las algas del desagüe de un tanque con un rascador mecánico, manipulando luego él solo la herramienta lo bastante bien como para desprender algunas de las algas, que luego se comió. En este caso final, el delfín mostró una capacidad de aprendizaje comparable a la que tienen los chimpancés en el manejo de utensilios.

¿Por qué el delfín ha llegado a ser un imitador tan soberbio? Andrew ofreció una hipótesis plausible para la imitación vocal. Como en las aves y primates imitadores, el comportamiento podría causar una convergencia de señales entre los miembros del grupo, permitiendo a los individuos reconocer a su propio grupo a distancia. Esta facultad podría parecer especialmente valiosa en animales que cruzan el mar abierto a altas velocidades, uniéndose y separándose repetidamente de los cardúmenes de su propia especie. Este factor, por sí solo, podría intervenir en la hipertrofia de la capacidad de imitación vocal, y en el aumento de tamaño del cerebro. Además, la dependencia de los delfínidos de la ecolocación, para la orientación y detección de las presas, los ha preadaptado para un sistema muy desarrollado de comunicación auditiva. La tendencia a imitar movimientos no admite una explicación tan fácil. Nuestros conocimientos sobre el comportamiento de los cardúmenes de delfines en libertad, aún son fragmentarios, a pesar de que los estudios se están iniciando (véase a Saayman y col., 1973). Hay la posibilidad de que los miembros de los cardúmenes se adapten con rapidez a desafíos especiales del ambiente, aprovechándose de las maniobras de los individuos con más éxito en las fugas de los depredadores, o en la persecución de los peces. Semejante flexibilidad podría conducir también a un comportamiento coordinado bajo circunstancias determinadas. Hoese (1971) fue testigo de cómo dos delfines cooperaban en la obtención de pequeños peces, lanzando olas sobre la fangosa playa de una marisma. Los delfines entonces avanzaban sobre la orilla durante una corta distancia, agarraban el pescado, y se deslizaban de nuevo hacia atrás hasta el agua.

Otra forma de comportamiento cooperativo se produce durante el rescate de animales desvalidos. Cuando un miembro del cardumen de delfínidos es arponeado o lesionado de alguna otra forma, la respuesta usual del resto del cardumen es marcharse de la zona, dejando al miembro herido abandonado a su suerte. Pero ocasionalmente, el cardumen se apretuja alrededor del animal y lo mantiene sobre la superficie del agua, donde puede seguir respirando. El siguiente incidente fue registrado por Pilleri y Knuckey (1969) en el Mediterráneo.

> Fue avistado un grupo de aproximadamente 50 delfines comunes *(Delphinus delphis)*. A medida que se aproximaba el Zodiac, aumentaron su velocidad, se sumergieron y cambiaron de dirección bajo el agua. El grupo se reunió de nuevo detrás del Zodiac. El yate inició la persecución y un animal fue herido por el arpón. Vimos con toda claridad cómo los otros delfines venían inmediatamente en ayuda del herido, a estribor del yate. Lo aguantaron con sus cuerpos y aletas llevándolo hasta la superficie. Estuvo respirando durante 2 ó 3 veces y se sumergieron. Todo el incidente duró unos 30 segundos, y se repitió de nuevo cuando el animal parecía incapaz de mantenerse a flote por sí mismo. Luego, todos los animales, incluido el herido, se sumergieron y se pusieron a nadar con rapidez hasta perderse de vista.

Esta escena está representada en la figura 23-3. Un comportamiento similar ha sido observado tanto en delfines libres como en cautividad (Caldwell, 1966). Representa una forma de comportamiento altruista comparable a los actos de rescate observados en perros salvajes, elefantes africanos y babuinos. Sin embargo, no refleja necesariamente un grado elevado de inteligencia. En sí mismo, el comportamiento no es tan complicado como, digamos, la construcción del nido por parte de las aves tejedoras o la danza contoneada de las abejas melíferas. Podría representar muy bien una innata y estereotipada res-

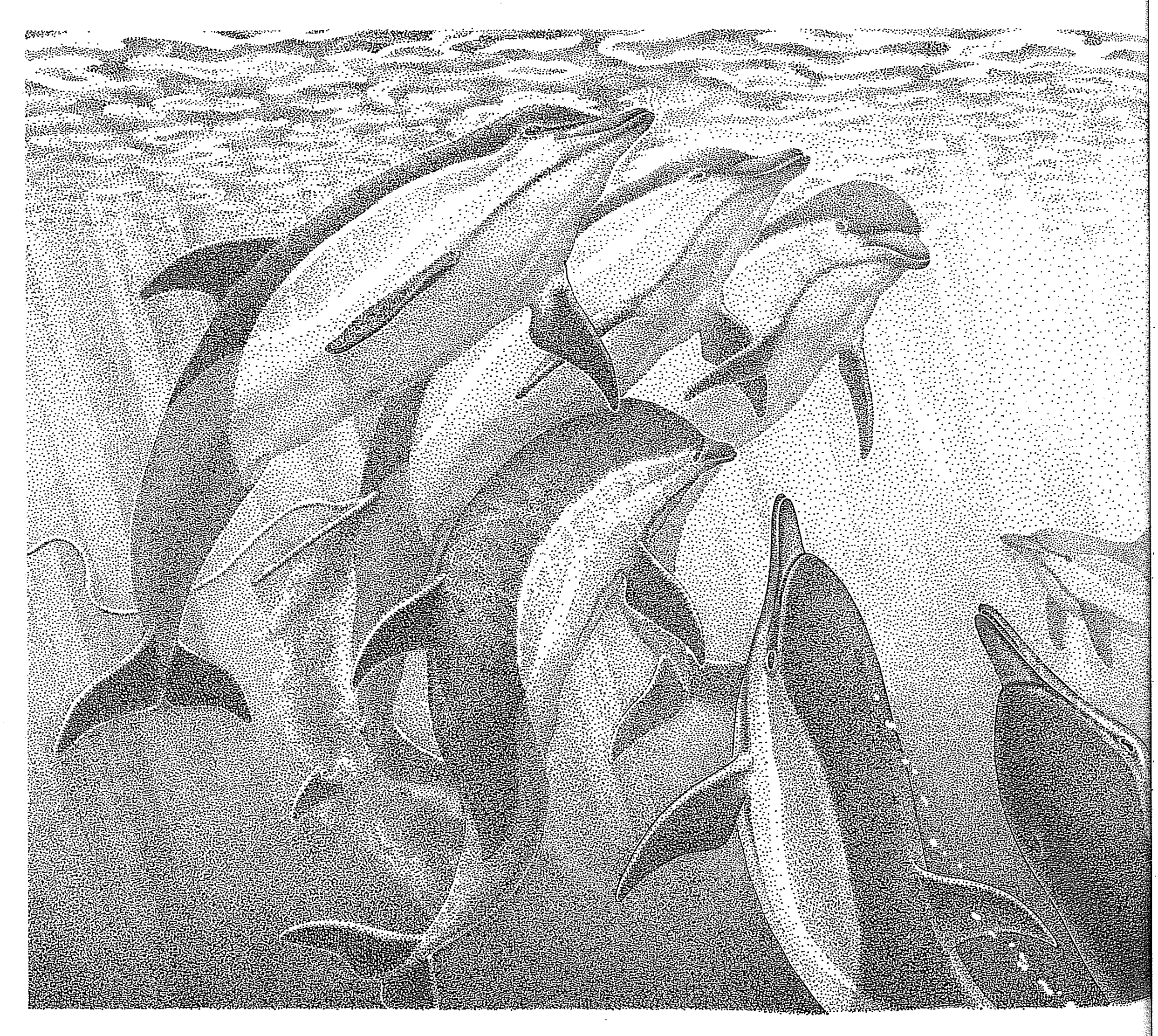
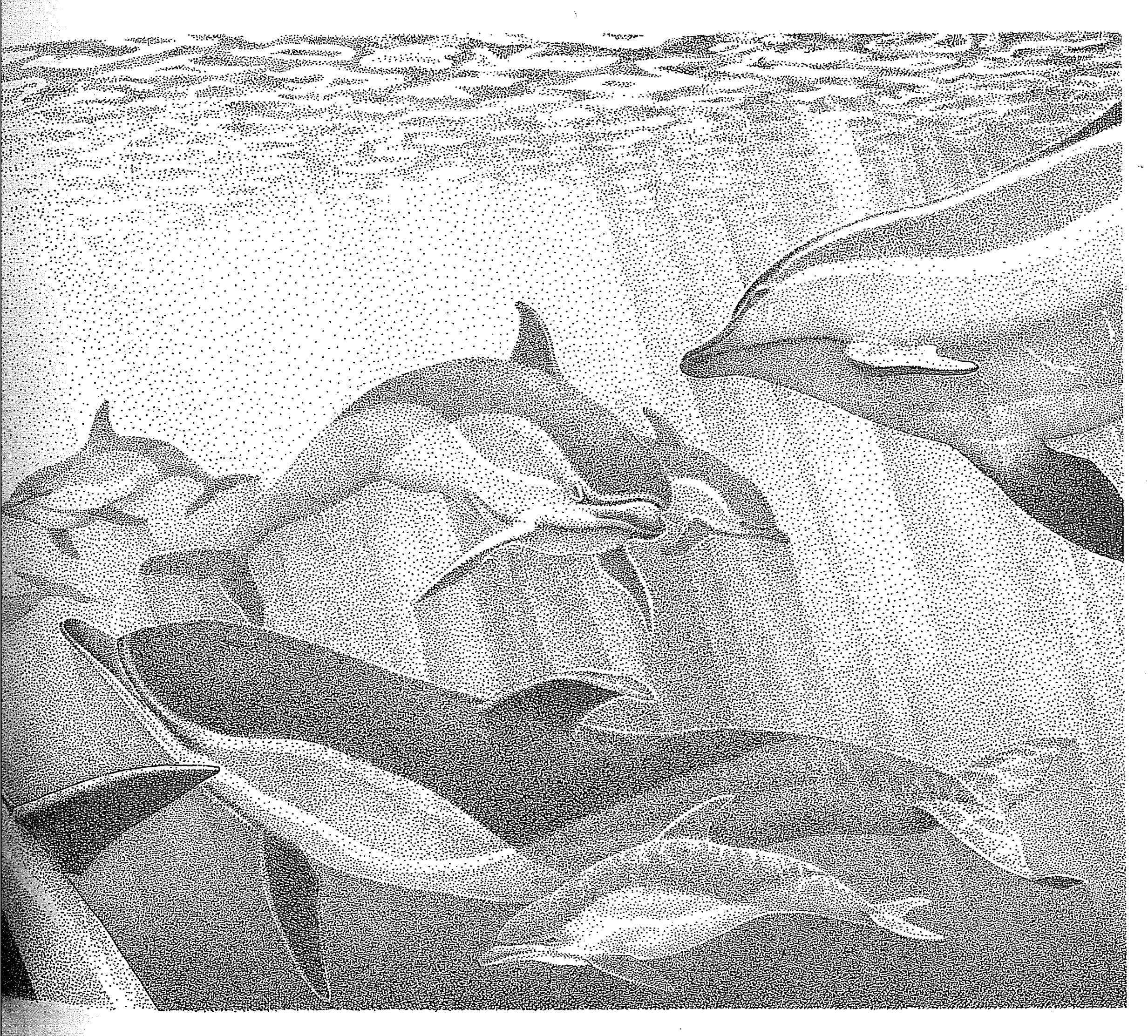


Figura 23-3
Comportamiento cooperativo y altruista en el delfín común Delphinus delphis. *A la izquierda, un grupo ayuda a un individuo que acaba de ser alcanzado por un arpón eléctrico. Como se describe en el texto, el delfín fue arponeado desde un buque de investigación en el Mediterráneo Occidental. Brotándole la sangre por un costado, el animal herido era*



incapaz de mantenerse en la superficie para respirar, y pronto se habría ahogado si los demás no lo hubieran empujado hacia arriba, como puede verse aquí. Otros miembros del cardumen nadan en las proximidades. En el extremo derecho pueden verse dos jóvenes junto a sus madres. (Dibujo de Sarah Landry; basado en un relato escrito por Pilleri y Knuckey, 1969.)

puesta hacia la desgracia de los compañeros. El ahogo resultante de una lesión incapacitadora, debe constituir una de las principales causas de mortalidad entre los cetáceos. El rescate automático de la prole y de otros familiares, contribuye en gran medida a la eficacia inclusiva, y es probable que se haya fijado en el repertorio de comportamientos innatos de la especie.

El comportamiento alomaternal también está bien desarrollado en *Tursiops truncatus* (Tavolga y Essapian, 1957). Al menos en cautividad, las hembras mayores y no grávidas se asocian con las preñadas y las ayudan a atender a los recién nacidos, nadando cerca de ellos. A veces los mantienen en la

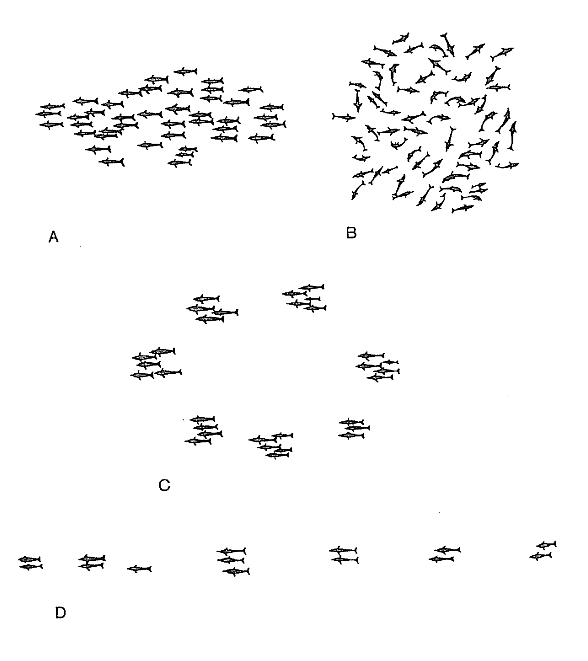


Figura 23-4
Principales formaciones en los cardúmenes de delfines observados en el Mediterráneo. (A) formación de navegación, durante la que el cardumen nada según una dirección constante, con las hembras acompañadas por las crías que observan un agrupamiento más próximo (en todas las especies de delfínidos observadas). (B) *formación de alimentación* (Delphinus delphis, Stenella styx). (C) *círculo hueco, aparentemente una formación de «parada» para la navegación silenciosa por aguas claras* (Tursiops truncatus). (D) *formación de «parada», usada durante la navegación silenciosa por aguas claras* (D. delphis). *(De Pilleri y Knuckey, 1969.)*

superficie, en lo que podría interpretarse como un intento de rescate.

Los cardúmenes de delfínidos sociales son de tamaño muy variable. Los del tursión del Pacífico *Tursiops gilli* están compuestos por ambos sexos y contienen por lo normal, 20 miembros o menos, aunque se hayan visto grupos excepcionales de hasta 100. La especie casi siempre nada en asociación con la ballena piloto *Globicephala scammoni* (Norris y Prescott, 1961). En el Mediterráneo, el tamaño de los grupos de *Delphinus delphis* y *Stenella styx*, usualmente oscila entre los 10 y los 100 individuos, pero ocasionalmente se han visto grupos de cientos o de miles de miembros (Pilleri y Knuckey, 1969). Se han notado diversas formas geométricas en los cardúmenes, presentando cada una en apariencia, distinta función (véase la figura 23-4). Observando desde un vehículo submarino, Evans y Bastian (1969) pudieron saber que *S. attenuata* en libertad, forma tres tipos de cardúmenes que se pueden distinguir con una base demográfica. El primero de ellos consiste en un solo macho, acompañado a veces por una hembra; el segundo está formado por 4-8 machos subadultos; y el tercero, por 5-9 hembras adultas y crías. Esta triple gama recuerda mucho a la organización de las manadas en muchas especies de ungulados, donde los machos permanecen apartados de los grupos de crianza, excepto en la época de celo. La impresión se ve apoyada por el hecho de que los delfines del Atlántico cautivos, forman jerarquías de dominación, con un macho que gobierna a los machos y hembras subordinados. Este jefe es extremadamente agresivo durante la época de celo, mordiendo y rascando a los demás adultos con sus dientes. Controla a los jóvenes golpeándolos con la cabeza y la cola, y los amenaza mediante persuasivos sonidos producidos por el cierre y apertura de las fauces. Las hembras adultas dominan a veces tanto a los machos de rango inferior, como a las otras hembras, aunque las relaciones sean vagas e imprecisas (Tavolga y Essapian, 1957; Tavolga, 1966). El parecido de estos rasgos con el comportamiento social de los ungulados, podría tener una base ecológica. Al igual que los ungulados de las sabanas y de las zonas semidesérticas, los delfínidos «pacen» y «ramonean» a través de extensas áreas. Su alimento consiste en pescado y no en vegetación, pero el recurso es similar por hallarse irregularmente distribuido en el espacio y el tiempo. Bajo estas circunstancias es generalmente ventajoso moverse en grupos de tamaño variable, con los machos y grupos de crianza capaces de viajar de forma independiente (véase el capítulo 3).

Los sistemas de comunicación de los delfínidos parecen ser de la misma magnitud y complejidad que los de la mayoría de otras especies de aves y mamíferos. Dreher y Evans (1964) fueron capaces de distinguir 16 silbidos diferentes en el tursión del Atlántico, 16 en el del Pacífico, y 19 en *Delphinus bairdi*. Cuando se comparan con cuidado dos especies cualquiera de estas tres, se ve que de un 60 a un 70 % de señales son comunes. A esto pueden añadirse varios sonidos de percusión producidos por el agua al ser golpeada con la cola, o por el

entrechocar de las mandíbulas (Caldwell y Caldwell, 1972; véase también a Busnel y Dziedzic, 1966). Así pues, un primer cálculo razonable situaría el número total de señales entre 20 y 30, muy por debajo de los sistemas totales del macaco rhesus, el chimpancé y otros primates superiores no humanos, pero comparable a los de la mayoría de vertebrados restantes. Sin embargo, esta aproximación podría muy bien ser demasiado baja. Debido a las dificultades del estudio de cardúmenes en libertad, las investigaciones sobre la sociobiología de los delfines y otros cetáceos se encuentran todavía en un estado primario. Es extremadamente difícil marcar a los animales individuales y seguirlos durante sus largos viajes por mar abierto. Además, las señales auditivas empleadas en la comunicación podrían ser difíciles de distinguir de las emisiones ultrasónicas usadas en la ecolocación de las presas, y de orientación en condiciones de poca visibilidad. Finalmente, el desafío de la comunicación en un espacio sin rasgos propios podría incluir problemas únicos, que han sido solventados por los cetáceos de una forma inalcanzable para otros animales marinos. En particular, existen muchas sospechas de que estos mamíferos han desarrollado señales de contacto a larga distancia, para mantener a las familias y a los cardúmenes juntos. Semejante función ya ha sido sugerida para los elaborados cantos de la ballena gibosa.

Capítulo 24

Ungulados y elefantes

Los ungulados, o mamíferos con cascos, son un conjunto heterogéneo situado primeramente en el orden único de los Ungulata, reconociéndose ahora que comprende dos órdenes filogenéticamente distintos: Perissodactyla, que incluye a caballos, rinocerontes y tapires; y Artiodactyla, que incluye a camellos, cerdos, venados, jirafas, antílopes, ganado vacuno, cabras, ovejas y formas relacionadas. Los ungulados son animales vegetarianos cuyos miembros están muy especializados en la carrera para escapar de los grandes felinos, así como de otros mamíferos carniceros. Los cascos en efecto sitúan al pie de punta, permitiendo una proporción más rápida de zancadas y una velocidad mayor, cuando los animales corren en zonas abiertas. Los elefantes se denominan subungulados, aludiendo al hecho de que se originaron a partir de los mismos ancestros que los ungulados. También son vegetarianos, pero confían más en el gran tamaño y en la fuerza para burlar a los depredadores.

Durante la mayor parte del Cenozoico, más de 50 millones de años, los perisodáctilos disminuyeron, mientras que artiodáctilos y elefantes se expandieron. Desde el Pleistoceno, durante los pasados 3 millones de años, artiodáctilos y elefantes también han disminuido. Pero los artiodáctilos son los que sufrieron menos de los tres grupos, por lo que en la actualidad son, con un amplio margen, los grandes herbívoros dominantes en el mundo. Los primeros artiodáctilos son los rumiantes, suborden Ruminantia, que comprende a venados, antílopes, ovinos, bovinos y formas parecidas. Los rumiantes se distinguen por su peculiar sistema de digestión. El alimento es engullido con un mínimo de masticación, regurgitándose después desde el estómago dividido en cuatro compartimentos para ser rumiado y vuelto a deglutir. Una amplia población de bacterias y protozoos simbióticos alojados en el estómago, rompen la celulosa, siendo luego parcialmente digerida y absorbida. La técnica de la rumia, combinada con la utilización de microorganismos, permite que los animales se alimenten con muchos tipos de forraje con más eficacia, lo que indudablemente ha contribuido a su éxito ecológico general.

Hay dos características de los ungulados que los hacen especialmente favorables para el estudio de la evolución social: su fuerte tendencia a formar manadas, y el número relativamente elevado de especies (187 en todo el mundo). En los pasados diez años se ha producido un gran aumento de estudios, tanto en poblaciones libres como en cautividad. Buena parte de la información se resume de forma condensada en la tabla 24-1. Los sistemas sociales considerados conjuntamente, presentan una forma relativamente simple, que puede transformarse con menor distorsión en un sólo eje, o «socioclina». En un extremo se halla el estado primitivo compartido por muchos otros grupos de mamíferos, incluyendo sin duda alguna a condilartros del Paleozoico, que dieron origen a los ungulados y elefantes: los adultos viven solos excepto para aparearse, y los animales jóvenes permanecen estrechamente asociados con las madres, hasta su crecimiento parcial o total. Algunos ungulados, como por ejemplo el alce, retienen esta elemental

Tabla 24-1
Órdenes y taxones inferiores de los ungulados, rasgos sociobiológicos y referencias seleccionadas.

Tipo de ungulado	Sociobiología	Referencias
ORDEN PERISSODACTYLA		
FAMILIA EQUIDAE (caballos, asnos, cebras). 1 género, 7 especies. África, de Oriente Medio a Asia Central; introducidos por todo el mundo.	*Forman harenes o presentan territorialidad masculina.* En la cebra de Burchell *(Equus burchelli)* y el caballo primitivo *(E. caballus przewalskii)*, grupos de yeguas y sus potros corren juntos, formando típicamente las primeras jerarquías de dominación. En la mayoría de especies, sino en todas, esta manada es controlada por un solo macho, que domina y dirige a las hembras, excluyendo agresivamente a los otros machos. Un semental de cebra de Burchell controla hasta 6 hembras, por lo que la manada puede totalizar hasta 15 individuos si se incluyen los jóvenes. Cuando el semental desaparece, la manada permanece reunida hasta que uno nuevo toma su puesto. El caballo primitivo presenta el sistema básico del harén, pero las razas salvajes divergen de distintas formas, lo que muestra que el rasgo es lábil. En la cebra de Grevy *(E. grevyi)* y el asno salvaje *(E. asinus)*, los machos son territoriales, mientras que las hembras y sus potros vagan en manadas separadas.	McKnight (1958), Klingel (1965, 1968, 1972), Eisenberg (1966), Tyler (1972), Estes (comunicación personal)
FAMILIA TAPIRIDAE (tapires). 1 género, 4 especies. América Central y del Sur, de Indochina a Sumatra.	*Solitarios o (posiblemente) en parejas.* El comportamiento social en la naturaleza es poco conocido; los adultos parecen reconocer y tolerar a su propia descendencia, incluso después de separarse en áreas de actividad que se solapan.	Hunsaker y Hahn (1965), Eisenberg (1966 y comunicación personal), Matthews (1971)
FAMILIA RHINOCEROTIDAE (rinocerontes). 4 géneros, 5 especies. África, Asia tropical.	*Diversos.* El rinoceronte blanco *(Ceratotherium simum)* de África, forma grupos familiares de hasta 5 miembros, y al menos temporalmente, manadas de hasta 24 individuos. Otras especies son evidentemente solitarias. En el rinoceronte negro *(Diceros bicornis)* y el blanco *(C. simum)* hay territorialidad; puede darse en general en otras especies, pero los datos son escasos.	Ripley (1952, 1958), Hutchinson y Ripley (1954), Sody (1959), Lang (1961), Goddard (1967, 1973), Dorst (1970), Owen-Smith (1971, 1974), Mukinya (1973)
ORDEN ARTIODACTYLA		
SUBORDEN SUINA (cerdos, pecaríes, hipopótamos). FAMILIA SUIDAE (cerdos, jabalíes). 5 géneros, 8 especies. Viejo Mundo exclusivos de Australia y Oceanía.	*Diversamente sociales.* En el jabalí europeo *(Sus scrofa)*, varias jabalinas y su prole viven juntas en bandas; las hembras individuales se separan del grupo a principios de la época del alumbramiento. El potamocero africano *(Potamochoerus porcus)* vive en manadas de 6-20 (ocasionalmente hasta 40) dominados por un macho jefe. Los facóceros *(Phacochoerus aethiopicus)* viven en grupos familiares de macho, hembra y 1 ó 2 camadas sucesivas. A veces se reúnen varias familias en manadas mayores. Los grupos facóceros son territoriales, y los machos luchan por la dominación.	Frädrich (1965, 1974), Gundlach (1968), Dorst (1970)
FAMILIA TAYASSUIDAE (pecaríes). 1 género, 2 especies. Sudoeste de Estados Unidos hasta Sudamérica.	*Sociales.* El pecarí de collar *Pecari angulatus* forma manadas de sexos mezclados, con un promedio aproximado de 10 miembros, pero pudiendo alcanzar los 50. La reproducción se produce durante todo el año. Las áreas de distribución de las manadas son en su mayoría exclusivas. Las hembras dominan a los machos e inician la mayoría de cortejos y apareamientos. No existe un liderazgo claro dentro de la manada.	Eisenberg (1966), Sowls (1974)
FAMILIA HIPPOPOTAMIDAE (hipopótamos). 2 géneros, 2 especies. África.	*Diversos.* Los hipopótamos pigmeos *(Choeropsis liberiensis)* viven solos o en parejas. Los hipopótamos *(Hippopotamus amphibius)* son altamente sociales. Las hembras y sus jóvenes viven en manadas de 5-15, con machos en la periferia. Los machos domi-	Verheyen (1954), Eisenberg (1966), Dorst (1970)

Tabla 24-1 *(continuación)*

Tipo de ungulado	Sociobiología	Referencias
	nantes aparentemente son los que primero se aparean. Las manadas se mueven del agua hacia las zonas de alimentación según pistas regulares marcadas por postes olorosos.	
SUBORDEN RUMINANTIA (rumiantes).		
FAMILIA CAMELIDAE (camellos, llamas). 3 géneros, 4 especies. Norte de África hasta Asia templada, Sudamérica.	*Forman harenes.* Las pequeñas manadas de hembras y jóvenes son controladas por un solo macho dominante. Los harenes son estacionales en los camellos, pero permanentes en la vicuña. Véase la descripción de la vicuña en otro lugar de este capítulo.	Koford (1957), Gauthier-Pilters (1959, 1974), Franklin (1973, 1974)
FAMILIA TRAGULIDAE (ratas de África, ciervos ratón). 2 géneros, 4 especies. África Occidental, Asia tropical.	*Solitarios.* Viven solos o en parejas durante la época de celo.	Davis (1965), Dubost (1965), Dorst (1970)
FAMILIA CERVIDAE (venados y afines, incluyendo caribúes, alces y antas). 16 géneros, 37 especies. Extendidos por todo el mundo, excepto en África sub-sahariana, Australia y Oceanía.	*Diversos.* Algunas especies son solitarias, incluyendo al corzo *(Capreolus capreolus)*, el ciervo coliblanco *(Odocoileus virginianus)*, y el anta *(Alces americana)*. Otras forman manadas de hembras y prole, controladas por 1 o pocos machos durante la brama. El caribú *(Rangifer)* forma grandes manadas migratorias con la mayoría de machos apartados de las hembras excepto durante la brama; sin embargo, algunos machos permanecen a veces con las hembras todo el año.	Darling (1937), Linsdale y Tomich (1953), Dasmann y Taber (1956), Geist (1963), Eisenberg (1966), Vos y col. (1967), Kelsall (1968), Prior (1968), Dorst (1970), Espmark (1971), Brown (1974), Houston (1974), Peek y col. (1974)
FAMILIA GIRAFFIDAE (jirafas y okapis). 2 géneros, 2 especies, África.	*Diversos.* El okapi *(Okapia johnstoni)*, que mora en los bosques, es solitario. La jirafa forma manadas de 2 a 40 miembros, llegando ocasionalmente a los 70. Algunas son exclusivamente masculinas; otras contienen múltiples hembras y jóvenes, acompañadas de un solo macho o de varios de los que uno es dominante. Las manadas mixtas son usualmente conducidas por una hembra.	Innis (1958), Dorst (1970), Matthews (1971), Foster y Dagg (1972)
FAMILIA ANTILOCAPRIDAE (berrendos). 1 género, 1 especie. Zona Occidental de Norteamérica.	*Forman harenes.* Los machos establecen territorios y secuestran harenes durante la brama.	Buechner (1950), Eisenberg (1966), Bromley (1969)
FAMILIA BOVIDAE (ganado bovino, búfalos, bisontes, antilopes). 44 géneros, 111 especies. Norteamérica, Eurasia, África.	*Muy diversos.* Véase la tabla 24-2 y la discusión en otra parte del capítulo.	Schloeth (1961), Tener (1965), Eisenberg (1966), Estes (1967, 1969, 1975a), Hanks y col. (1969), Pfeffer y Genest (1969), Dubost (1970), Leuthold (1970, 1974), Roe (1970), Geist (1971), Hendrichs y Hendrichs (1971), Kiley (1972), Shank (1972), Whitehead (1972), Jarman y Jarman (1973), Gosling (1974), Jarman (1974), Joubert (1974)
ORDEN PROBOSCIDEA		
FAMILIA ELEPHANTIDAE (elefantes). 2 géneros, 2 especies. África, Asia tropical.	*Altamente sociales.* Las manadas de hembras y jóvenes son atendidas por machos dominantes durante la época de celo. Los machos usualmente viven en manadas de solteros y ocasionalmente, solos. Véase una descripción más completa en otra parte de este capítulo.	Kühme (1963), Hendrichs y Hendrichs (1971), Sikes (1971), Eisenberg (1972), Eisenberg y Lockhart (1972), Douglas-Hamilton (1972, 1973), McKay (1973), Laws (1974)

organización mientras forman agregaciones temporales en los mejores terrenos de alimentación. Otras especies como los caballos, cerdos y muchos antílopes, han dado otro paso de gran importancia. Múltiples unidades materno-filiales se alían durante períodos prolongados de tiempo, durante los que los miembros se reconocen entre sí, pudiendo o no excluir a los extraños. Finalmente, los elefantes han llevado esta tendencia hasta un extremo, con grupos estrechamente familiares persistentes a través de generaciones. Las hembras adultas ayudan a las otras de forma altruista en tiempos difíciles, los jóvenes son amamantados indiscriminadamente por cualquier miembro que se halle en período de lactancia, y una sola y vieja hembra conduce al grupo en cualquier avance y formación.

En resumen, las sociedades de ungulados y de elefantes son conjuntos matrifocales, capaces de una considerable sofisticación. El papel de los machos oscila en gran medida entre las especies, de forma que puede considerarse como ortogonal en cuanto a la evolución de las unidades materno-filiales. En todas las especies conocidas, los machos compiten de alguna forma por el acceso a las hembras. Algunas lo hacen simplemente por defensa territorial, tomando a las hembras cuyas áreas de actividad se solapan con las suyas propias, como en las poblaciones migratorias de gnús, donde se hace con cualquier hembra en estro que atraviese sus dominios. Los machos de una especie de antílopes, como mínimo, el kob de Uganda, concentran sus territorios en leks, que son los lugares tradicionalmente visitados por las hembras con el propósito primario de aparearse. Los machos de otras especies, en grupos tan diversos como équidos, camélidos y cerdos de los matorrales, luchan por la dominación de las manadas de crianza. Los individuos con más éxito disfrutan entonces de un acceso ilimitado hacia las hembras en estro. En aún otras especies, incluyendo al alce y al «antílope» berrendo de Norteamérica, los machos solamente controlan a los harenes durante la época de celo.

Toda la gama de estados sociales puede verse en las cabeceras de columna de la tabla 24-2. El catálogo de especies presentado en dicha tabla muestra que los ungulados son más o menos tan lábiles en cuanto a rasgos sociales primarios, como otros grupos principales de mamíferos, incluyendo a los marsupiales, roedores, carnívoros y primates. En particular, las cualidades sociales individuales que no sean los vínculos materno-filiales, varían ampliamente a nivel de familia y género. Un rasgo característico en la vida social de los ungulados, parece ser la rareza del vínculo macho-hembra prolongado. Allí donde las áreas de actividad de machos y hembras en especies «solitarias» se solapan, las parejas pueden ocupar exclusivamente áreas extensivas, pero sólo en pocos casos se sabe que cooperen en la defensa territorial o en la crianza de los jóvenes, de la forma que es tan común en aves y en carnívoros. Los tragúlidos y antílopes «solitarios» aún se conocen poco en estado salvaje, y el vínculo de la pareja podría demostrar muy bien que es más general de lo que previamente se había pensado (Estes, 1974).

LAS BASES ECOLÓGICAS DE LA EVOLUCIÓN SOCIAL

La gama de estados sociales que muestran los ungulados y los elefantes también puede considerarse como un conjunto de puntos en un espacio de tres dimensiones, cuyos ejes serían el tamaño de la manada, la intensidad de la alianza entre las hembras adultas, y la forma de unión de los machos con las manadas de hembras. Las correlaciones entre estas variables son débiles. Los imperativos ecológicos que determinan la posición de cada especie, han sido considerados de forma preliminar por Eisenberg (1966), en su revisión de la sociobiología de los mamíferos, e investigados con mayor profundidad en estudios especiales con ovinos, ciervos y bisontes, por Geist (1971a, b), ungulados y elefantes asiáticos por Eisenberg y Lockhart (1972), y bóvidos africanos por Estes (1974), Jarman (1974) y Leuthold (1974). Lo que revelan los datos combinados de estos autores, es la elaboración del comportamiento social como consecuencia de la variación desde la cobertura de los bosques, hasta hábitats más abiertos como sabanas, praderas y herbazales. Estes ha argüido que la extraordinaria especiación de los antílopes africanos, que constituyen el 37 % de toda la fauna de ungulados del mundo, se hizo posible gracias a este cambio. La mayor parte de especies que aún permanecen en los bosques, son pequeñas y solitarias, mientras que las de las planicies son sociales en cierta medida. Las grandes manadas del Serengeti y de otras reservas en sabanas, son la evidencia visible de esta correlación. No es una coincidencia que las manadas sean perseguidas por los leones, que son los felinos más sociales, y por los perros salvajes, que son los más sociales de los cánidos. En una palabra, los espectáculos de la vida salvaje en África, están basados en gran medida en la organización social.

Utilizando datos cuantitativos, Jarman ha analizado la fina estructura de la sociobiología en los antílopes. La fuerza de este método reside en una detallada documentación sobre el aumento del tamaño de la manada, y sobre la complejidad social que acompaña al aumento del tamaño corporal entre las especies de antílopes, reuniendo todo lo que se haya aprendido sobre sus dietas y preferencias de hábitat. Los modelos avanzados para explicar esta información son apretadamente argüidos, ganando más fuerza por el hecho de que cubren los principales aspectos de la ecología y del comportamiento. La teoría completa de Jarman puede resumirse en forma de un argumento paso a paso:

1. Los hábitats abiertos de África —herbazal, sabana y bosque poco frondoso— contienen las mayores biomasas y diversidad de especies de antílopes. Estos lugares también presentan la mayor producción de plantas, pero con poca uniformidad, debido en gran medida a la emergencia sincronizada de hierba a principios de la época de crecimiento. Al mismo tiempo, las plantas herbáceas tienden a ser más homogéneas en cuanto a valor alimenticio, que las leñosas, que sólo ofrecen dispersas partes comestibles por su superficie.

Tabla 24-2

Rasgos sociales en especies seleccionadas de ungulados, mostrando la gama completa de organización social. (Basado principalmente en Eisenberg, 1966; datos adicionales de Klingel, 1968; Tyler, 1972; Douglas-Hamilton, 1972; Owen-Smith, 1974.)

Tipo de ungulado	Adultos solitarios excepto en el apareamiento; territoriales o no	Agrupamiento disperso de adultos; unidades materno-filiales no aliadas	Pequeños grupos de hembras aliadas con jóvenes; machos solitarios	Grandes manadas. También leks: machos que mantienen territorios en las zonas tradicionales de apareamiento; manadas unisexuales	Grandes manadas. Harenes permanentes de machos territoriales; unidades materno-filiales unidas entre sí	Grandes manadas. Harenes estacionales de machos-hembras descendencia unidos entre sí	Grandes manadas. Subgrupos unisexuales. Varios machos se asocian con las manadas femeninas en la brama o permanentemente
ORDEN PERISSODACTYLA							
FAMILIA EQUIDAE							
Cebra de Burchell *(Equus burchelli)*					X		
Caballo salvaje *(Equus caballus)*					X		
FAMILIA RHINOCEROTIDAE							
Rinoceronte blanco *(Ceratotherium simum)*		X — — — varía — — —	X(?)				
ORDEN ARTIODACTYLA							
FAMILIA SUIDAE							
Jabalí *(Sus scrofa)*			X				
FAMILIA HIPPOPOTAMIDAE							
Hipopótamo *(Hippopotamus amphibius)*							X
FAMILIA CAMELIDAE							
Vicuña *(Vicugna vicugna)*					X		
Camello *(Camelus bactrianus)*					X — — — varía — — —	X	
FAMILIA TRAGULIDAE							
Ciervos ratón *(Tragulus)*	X						
FAMILIA CERVIDAE							
SUBFAMILIA CERVINAE							
Ciervo *(Cervus elaphus)*						X	
SUBFAMILIA ODOCOILEINAE							
Ciervo mulo *(Odocoileus hemionus)*			X				
Anta *(Alces alces)*		X					
Corzo *(Capreolus capreolus)*			X				
FAMILIA ANTILOCAPRIDAE							
Berrendo *(Antilocapra americana)*						X	
FAMILIA BOVIDAE							
SUBFAMILIA CEPHALOPHINAE							
Duiquer de Maxwell *(Cephalophus maxwelli)*	X						
SUBFAMILIA BOVINAE							
Reses salvajes *(Bos taurus)*							X
Bisonte *(B. bison)*							X

Tabla 24-2 *(continuación)*

Tipo de ungulado	Adultos solitarios excepto en el apareamiento; territoriales o no	Agrupamiento disperso de adultos; unidades materno-filiales no aliadas	Pequeños grupos de hembras aliadas con jóvenes; machos solitarios	Grandes manadas. También leks: machos que mantienen territorios en las zonas tradicionales de apareamiento; manadas unisexuales	Grandes manadas. Harenes permanentes de machos territoriales; unidades materno-filiales unidas entre sí	Grandes manadas. Harenes estacionales de machos-hembras descendencia unidos entre sí	Grandes manadas. Subgrupos unisexuales. Varios machos se asocian con las manadas femeninas en la brama o permanentemente
Subfamilia Hippotraginae							
Kob *(Kobus kob)*				X			
Alcelajos o bubales *(Alcelaphus buselaphus)*					X		
Subfamilia Antelopinae							
Impala *(Aepyceros melampus)*						X	
Gerenuk *(Litocranius walleri)*						X	
Subfamilia Caprinae							
Tribu Saigini							
Saiga *(Saiga tatarica)*						X	
Tribu Rupicaprini							
Gamuza *(Rupicapra rupicapra)*						X	
Rebeco blanco *(Oreamnos americanus)*			X				
Tribu Ovibovini							
Buey almizclero *(Ovibos moschatus)*						X	
Tribu Caprini							
Muflón de las montañas rocosas *(Ovis canadensis)*							X
Cabra salvaje *(Capra hircus)*							X
ORDEN PROBOSCIDEA							
Familia Elephantidae							
Elefante indio *(Elephas maximus)*							X
Elefante africano *(Loxodonta africana)*							X

2. Los pequeños antílopes son los que se alimentan de forma más selectiva. Son capaces de arrancar partes individuales de las plantas, mientras que las especies mayores deben comer montones de partes al mismo tiempo. Además, según la ley de superficie a masa, las especies menores presentan un requerimiento metabólico por gramo superior, y en consecuencia deben tomar porciones de alimento de un valor energético más elevado. Debido a que estas porciones, existentes en forma de especies vegetales determinadas y partes especiales de las plantas, son más escasas y están más dispersas, los niveles de biomasa de las especies menores son más bajos que los de las mayores. Esto es particularmente cierto en los hábitats abiertos, donde la hierba proporciona grandes cantidades de alimento de menor calidad, del tipo más eficazmente utilizado por los grandes antílopes (véase a Bell, 1971).

3. Las cinco categorías principales de organización social de Jarman, que se corresponden ampliamente con la gama que puede verse en la tabla 24-2, se hallan estrechamente correlacionadas con los estilos de alimentación y tamaños corporales medios de los individuos de las especies de antílopes. Estas

relaciones pueden verse en la tabla 24-3. Las especies menores, debido a la naturaleza de sus dietas, se ven forzadas a dispersarse con más amplitud. Son solitarios, o como máximo viven en pequeños grupos. Cuanto mayor es el animal, más probable es que se dé en zonas abiertas, donde puede tomar mayor ventaja de la hierba como alimento. También es más probable que se beneficie del hecho de formar parte de una manada, debido a una mejor elusión de los depredadores. Los antílopes menores dependen casi por completo del sistema de alarma comunal para reducir el riesgo de ser devorados, mientras que los mayores suplementan el sistema de alarma confiando en la confrontación con los depredadores en sólidas formaciones defensivas, e incluso en el lanzamiento de ataques comunitarios. Estos dos factores, la densa biomasa mediante la utilización de hierba, y la necesidad de una defensa comunitaria en lugares expuestos, se han combinado para promover la formación de manadas. Cuanto mayor sea el tamaño medio de los ungulados, más estables serán los grupos formados.

Las relaciones puestas de manifiesto por los análisis de Jarman, así como en otros estudios con ungulados, han sido cuidadosamente codificadas por Geist (1974). Sus formulaciones, algunas de las cuales son manifestaciones empíricas y otras hipótesis deductivas, han llevado el estudio de la sociobiología de los ungulados a los límites de la biología de poblaciones. En esta consideración, el estudio de los ungulados está más avanzado que el de los otros grupos de mamíferos. El lógico paso siguiente será la construcción de modelos que incorporen explícitamente medidas demográficas y de genética de poblaciones. Semejante aproximación se mostraría más productiva eligiendo entre las intrincadas hipótesis avanzadas por Geist, Jarman y otros estudiosos de la mastozoología, para explicar el dimorfismo sexual de los ungulados. Las diferencias entre especies sólo en este rasgo, son enormes. Algunos de los casos no ofrecen mayores problemas. En la solitaria clase A de especies de Jarman, por ejemplo, los machos se parecen mucho a las hembras. El monomorfismo se ve obviamente favorecido tanto por la estabilidad de las áreas de actividad, que ofrecen a los machos pocas oportunidades para luchar por los harenes, y por la necesidad de evitar a los depredadores a través de la cautela y la ocultación. Entre los ungulados más sociales, pertenecientes a las clases C-E de Jarman, algunas especies son intensamente dimórficas, y otras monomórficas, y en algunos casos las hembras imitan a los machos y viceversa (véase a Estes, 1974). Geist ha tenido en cuenta las siguientes hipótesis para la variación. Cuando los recursos alimentarios oscilan de uno a otro año, con períodos sostenidos de abundancia, las hembras son capaces de reproducirse con un mínimo de interferencia. No serán territoriales, o de otra forma mostrarán una gran agresión dentro de sus apretadas manadas. Los machos entonces serán libres de competir por las hembras, que han llegado a ser el recurso limitante. En el lenguaje de la biología de poblaciones, tales especies serán selectoras de *r*, existiendo una fuerte tendencia por parte de los machos a diferenciarse de las hembras, de una forma puramente relacionada con la selección intrasexual. Cuando las reservas alimentarias se hallen aún más irregularmente distribuidas, sin embargo, hasta el grado de que lleguen a ser un recurso finamente distribuido, se colapsará la selección sexual. Las especies están más próximas a ser selectoras de *K*. Ya que las hembras no se reproducen en grandes cantidades, no es provechoso para los machos invertir grandes cantidades de energías en el control de los harenes, expulsando a lòs rivales. Y puesto que la energía no está fácilmente disponible durante las épocas de celo, las hembras hallarán provechoso el evitar las superfluas atenciones de los machos menores. Es probable que lleguen a ser más agresivas e incluso de apariencia masculina, hasta el punto de presentar moños de pelo parecidos a penes, como los gnús. Este proceso podría influir en la aproximación al monomorfismo, como en el bisonte, el búfalo africano, el reno, la gacela de África del Sur, las gacelas y el eland. También ayuda a explicar la permanente incorporación de múltiples machos en las manadas femeninas, en las especies de antílopes de la clase E de Jarman.

Una competente e igualmente plausible hipótesis es la de Estes (1974). Este autor considera al monomorfismo como un medio de mantener la cohesión dentro de manadas de especies mezcladas durante las migraciones. El rasgo se asocia a menudo con espectaculares marcas y conformaciones corporales, que son peculiares para cada especie y facilitan aún más el reconocimiento. En el caso de las especies no territoriales, como el eland y el búfalo, existe incluso una presión de selección opuesta al continuo crecimiento de los machos, pues el orden en el rango se basa en el tamaño. El resultado es una pronunciada variación del tamaño en los machos adultos que pertenecen a las manadas.

Lo que queda de este capítulo se dedica a una serie de descripciones de historia natural referentes a especies que, juntas, recorren toda la gama de etapas sociales. Estos ejemplos también han sido seleccionados para proporcionar el mayor conjunto filogenético posible, desde los morfológicamente primitivos tragúlidos, hasta los avanzados y especializados gnús y elefantes africanos.

CIERVOS RATA AFRICANOS (TRAGULIDAE)

El comportamiento de los ciervos rata africanos es de extraordinario interés debido a su primitiva posición dentro de los Ruminantia, suborden de ungulados que contiene el mayor número de especies, así como la mayor diversidad de sistemas sociales. Las cinco especies vivientes son reservadas, animales que habitan en el bosque, habiendo sido raramente observados en estado salvaje, por lo que la información acerca de su comportamiento es, por desgracia, fragmentaria.

Los tragúlidos no parecen mucho más que grandes ratones, convergiendo en muchos aspectos con los acuchíes y otros grandes roedores caviimorfos, presentes en los bosques de Sudamérica. Sus movimientos son ligeros y ágiles. R. A. Stern-

Tabla 24-3
Clasificación ecológica y de comportamiento de los antílopes y búfalos africanos. (Basado en Jarman, 1947.)

Organización social	Forma de alimentación	Tamaño (peso medio en kg)	Comportamiento antidepredación	Ejemplos
Clase A Solitarios o en parejas, a veces con la prole. Tamaño del grupo de 1 a 3. Área de actividad pequeña y permanente.	Seleccionan determinadas partes de una gran diversidad de especies vegetales. Las dietas más diversificadas de todas las especies.	1-20	Se paralizan, yacen inmóviles o corren para cubrirse y paralizarse. Demasiado pequeños para superar en velocidad a la mayoría de depredadores, no pudiendo utilizar el contraataque en masa.	Dik-dik *(Madoqua)*, duiker *(Cephalophus)*
Clase B Por lo común se asocian varias unidades materno-filiales. Tamaño del grupo de 1 a 12, y por lo común, de 3 a 6. Área de actividad permanente dentro de las áreas de machos solo.	Se alimentan por entero de una gama de hierbas o ramonean, seleccionando determinadas partes de las plantas.	15-100	Igual que las especies de la Clase A.	Antílopes de junquera *(Redunca)*, peleas *(Pelea)*, oribíes *(Ourebia)*, kudú menor *(Tragelaphus imberbis)*
Clase C Manadas mayores, desde 6 hasta cientos de individuos, que varían según la región y la estación. En la época de celo, unos pocos machos mantienen los territorios para excluir a los demás, muchos de los cuales vagan en solitario o en manadas de solteros. Los machos del kob efectúan ostentaciones en lecks.	Se alimentan selectivamente de partes de diversas herbáceas y ramonean.	20-200	Diversos. En una cobertura espesa, se paralizan o corren (al ser detectados). En hábitats abiertos, corren; a veces «explotan» en todas direcciones y se reúnen más tarde. Usan el sistema de alarma de los compañeros para conseguir una mejor detección de los depredadores.	Antílope acuático, puku y cob *(Kobus)*; gacelas de África del Sur *(Antidorcas)*; gacelas *(Gazella)*; impala *(Aepyceros)*; kudú mayor *(Tragelaphus strepsiceros)*
Clase D Durante los períodos sedentarios, cuando abunda la comida, se organizan como en las especies de la Clase C. Durante las migraciones para seguir los cambios en las disponibilidades alimentarias, las manadas a menudo se funden en «supermanadas» de miles.	Se alimentan de diversas hierbas, seleccionando las partes a consumir. Ya que este recurso está irregularmente distribuido en tiempo y espacio, los antílopes migran en agregaciones al llegar la estación apropiada.	100-250	Escapan de los grandes depredadores, pero pueden enfrentarse a los enemigos en grupo, e incluso atacarlos en masa.	Gnús *(Connochaetes)*, alcelafos *(Alcelaphus)*, topi y blesbok *(Damaliscus)*
Clase E Manadas grandes y relativamente estables de hembras y jóvenes, son acompañadas por múltiples machos organizados según jerarquías de dominación. Estos grupos, por lo común, contienen cientos, e incluso uno o dos millares de individuos. Las manadas de solteros existen. No se forman supermanadas durante las migraciones.	Se alimentan indiscriminadamente de muchas partes de una amplia gama de hierbas y ramonean; buena parte de las materias presentan un valor nutritivo bajo.	200-700	Las formaciones defensivas y los ataques en común son normales, incluso dirigidos hacia grandes depredadores. El grupo responde a las llamadas de aflicción de los jóvenes.	Búfalo *(Syncerus caffer)*, probablemente el eland *(Taurotragus)*, el órix beisa *(Oryx beisa)*, y el órix de El Cabo o gemsbok *(Oryx gazella)*

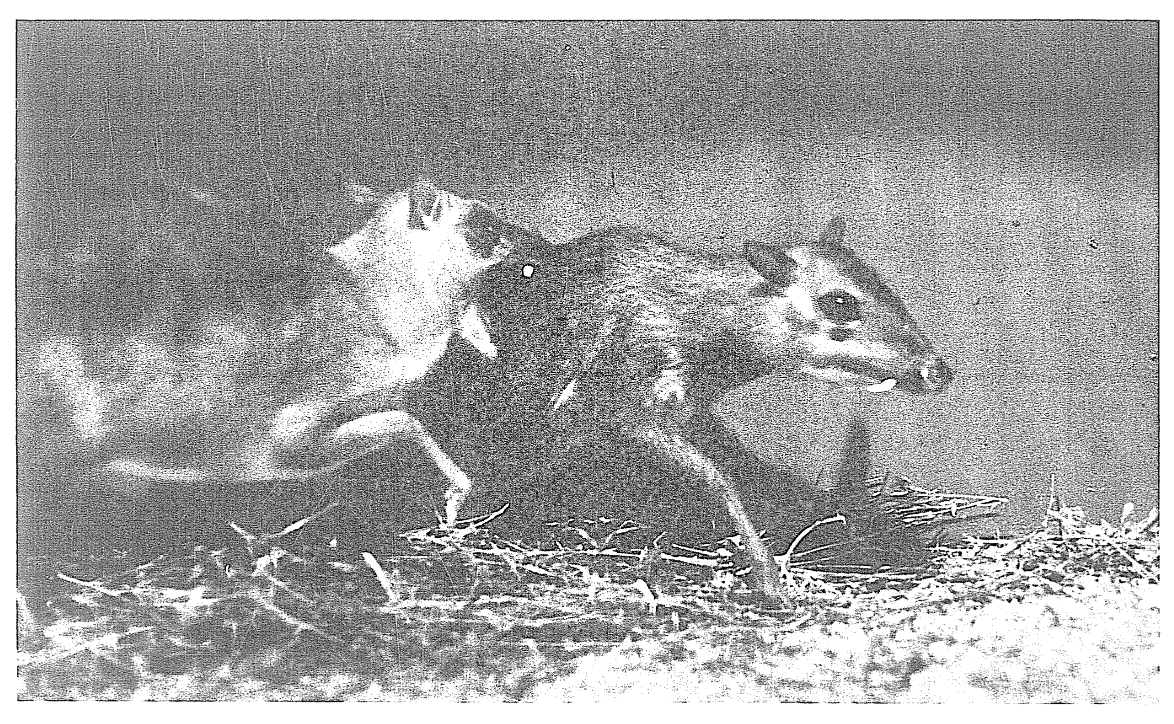


Figura 24-1
Lucha entre machos de ciervo ratón Tragulus napu. *(Fotografía de Karen Minkowski; cortesía de Katherine Ralls.)*

dale (1884) dijo que «se desplazan de la forma más delicada sobre los dedos de sus patas traseras, y parece como si una ráfaga de aire tuviera que llevárselos». Los machos, externamente, son muy similares a las hembras, excepto por la presencia de un par de pequeños colmillos. La organización social parece ser de naturaleza simple. Dorst (1970) informa que los dorcaterios *(Hyemoschus aquaticus)*, los únicos tragúlidos africanos, van solos o por parejas. Los machos asiáticos de *Tragulus*, evidentemente mantienen territorios, o al menos protegen agresivamente a las hembras que se hallan en sus dominios. Katherine Ralls (comunicación personal) ha observado que los machos de *T. napu* marcan sus encierros con una sustancia procedente de las glándulas intermandibulares. También esparcen la secreción por los lomos de las hembras. Machos desconocidos se han observado peleando al ser emplazados en el mismo lugar, clavándose los colmillos entre sí (véase la figura 24-1). Sin embargo, los machos forzados a vivir juntos en los grupos, raramente se erigían en antagonistas, condición que Ralls cree ser debida a la endogamia, a lo largo de varias generaciones. Esta opinión está de acuerdo con la de Davis (1965), quien no observó hostilidad entre el padre y un hijo, en *T. javanicus*, incluso cuando este último copuló con una hembra previamente asociada con el macho más viejo.

LA VICUÑA *(Vicugna vicugna)*

En las alturas del centro de los Andes, al oeste de Sudamérica, por encima del límite de los cultivos, existe una zona pastoral sin árboles, la

puna. Mientras examina los solitarios herbazales que se mecen en la puna, un viajero puede alarmarse debido a un prolongado chillido. El grito atrae su mirada hacia un grupo que corre, compuesto por cincuenta mamíferos parecidos a las gacelas, de un brillante color canela. Se trata de vicuñas. A medida que galopan por una cuesta sin vegetación, ve que una gran vicuña las persigue de cerca. El perseguidor carga contra un rezagado, luego contra otro, como si les cortara el paso. Pero súbitamente, el agresor se detiene, permanece con su delgado cuello en alto, manteniendo erectas sus agudas orejas, al tiempo que clava su vista a distancia, sobre una línea de llamas, emitiendo un agudo silbido. Entonces se aleja al galope para reunirse con un grupo de varias vicuñas, algunas obviamente jóvenes, que pacen en las proximidades.

Así empieza el clásico relato de Carl B. Koford (1957) sobre la vicuña, uno de los primeros estudios de especies de vertebrados que integran el comportamiento social y la ecología de una forma moderna. El animal descrito en el pasaje es un macho expulsando de su territorio a una manada de solteros, apartándolos de su harén de hembras y jóvenes. *Vicugna vicugna,* un miembro de la familia de los camélidos, es notable por el hecho de que sus machos son los mamíferos más estrictamente territoriales que se conocen. También es una de las pocas especies de ungulados en que los harenes anuales son norma. Los detalles de su vida social fueron dilucidados por Koford durante una visita de un año a diversas localidades de los Andes peruanos, habiendo sido confirmados y extendidos por William L. Franklin, en un segundo y excelente estudio llevado a cabo de 1967 a 1971 en Perú, en la Reserva Nacional de vicuñas de Pampa Galeras.

La unidad social básica es el grupo familiar territorial, compuesto por el macho y su harén (véase la figura 24-2). En Huaylarco, Koford halló que estas bandas contenían por término medio 1 macho, 4 hembras y 2 jóvenes, con unos números máximos de hembras y jóvenes de 18 y 9, respectivamente. En la reserva de la Pampa Galeras, cada grupo ocupaba un territorio de alimentación, donde comía y se reproducía, y un territorio dormitorio, en el que pasaba las noches. Las propiedades de seis grupos observados por Franklin variaban desde las 7 hasta las 30 hectáreas, con un promedio de 17. A veces, las carreteras y los lechos de las corrientes de agua servían de convenientes barreras físicas para separar los territorios, pero más a menudo existe una línea invisible que sólo pueden reconocer las vicuñas. Los machos se aproximan a unos 2 ó 3 metros entre sí en esta línea e intercambian muestras de amenaza. Si uno de ellos la cruza, es perseguido con rapidez.

Los territorios son dotados de grandes montones de estiércol, que son tratados de una forma ritual. Todos los miembros de la familia visitan con regularidad los montones para olerlos, amasarlos con los cuartos delanteros y añadir heces y orina. Franklin cree que estas señales olorosas no sirven de señales de advertencia. Cuando el grupo familiar se ausenta temporalmente, los machos y los grupos familiares errantes entran sin la menor desconfianza. Es más probable que los montones de estiércol sean primariamente utilizados para mantener a los residentes *dentro,* sirviendo como postes de señales para los límites territoriales. Cuando las hembras y los jóvenes accidentalmente rebasan estas líneas, pronto son perseguidos y devueltos a su propio territorio por el macho residente. Pero de cualquier forma que se identifique, la función última del territorio es probablemente la defensa del suministro alimentario, que en la estéril puna parece constituir el recurso limitante durante la mayor parte o todo el año. La hipótesis de la limitación del alimento se ve reforzada por el hecho de que el tamaño del territorio es superior en áreas con menor densidad de plantas comestibles. Realmente, la gran restricción de este factor limitante pudiera haber sido responsable de la evolución del extraño sistema territorial de la vicuña.

El macho de la vicuña vigila siempre a su pequeña banda y la conduce de un punto a otro del territorio. En momentos de peligro, emite una vibración de alarma parecida a un grito, consistente en varios silbidos descendentes emitidos durante más o menos 4 segundos, interponiéndose entre el origen de la amenaza y el grupo. Un macho territorial adquiere un territorio tomando un lugar o zona desocupada o abandonada por otro macho. Primeramente pasta y descansa pacíficamente, manteniendo una silueta baja. Al cabo de unos pocos días empieza a probar a los machos vecinos con encuentros agresivos. Por este medio parece aprender los precisos límites del terreno que puede ocupar con toda seguridad. Habiendo consolidado así su posición, empieza a buscar hembras para formar un grupo familiar. Unas pocas hembras están disponibles a lo largo del año, en forma de añales solitarias, así como grupos desligados e individuos mayores privados de pareja.

En la época de alumbramiento, en marzo, la tasa sexual de las crías de vicuña recién nacidas está próxima a la paridad. Al cabo de seis meses, no obstante, la proporción de juveniles machos empieza a descender. En marzo siguiente, los añales son relativamente escasos; en la reserva de Pampa Galeras, Franklin contó sólo 7 por cada 100 hembras. El motivo de la disminución es la creciente agresividad del macho adulto. Al principio, algunas de las madres intentan proteger a sus hijos. Ocasionalmente, incluso intentan abandonar el grupo con ellos, pero son devueltas por el macho adulto. Eventualmente ellas aceptan, y los machos jóvenes son obligados a marcharse. A medida que se aproxima la siguiente época de alumbramiento, cada hembra añal se convierte en el objetivo de la agresión, tanto por parte del macho adulto, como por su propia madre. En efecto, ella ocupa una posición insostenible en lo alto de la jerarquía de dominación, y con el tiempo se ve forzada a marcharse también. El número de miembros adultos en el grupo familiar territorial, representa un equilibrio entre el reclutamiento de tales individuos expulsados, conjuntamente con hembras que han perdido al jefe de su harén, y las pérdidas por muerte y emigración. Está claro que en el severo patriarcado de las vicuñas, el macho ejerce en gran parte el control que conduce a este número.

Una segunda unidad social principal es la manada de machos no territoriales. Este grupo de solteros normalmente contiene de 15 a 25 miembros, pero la gama total puede ir desde

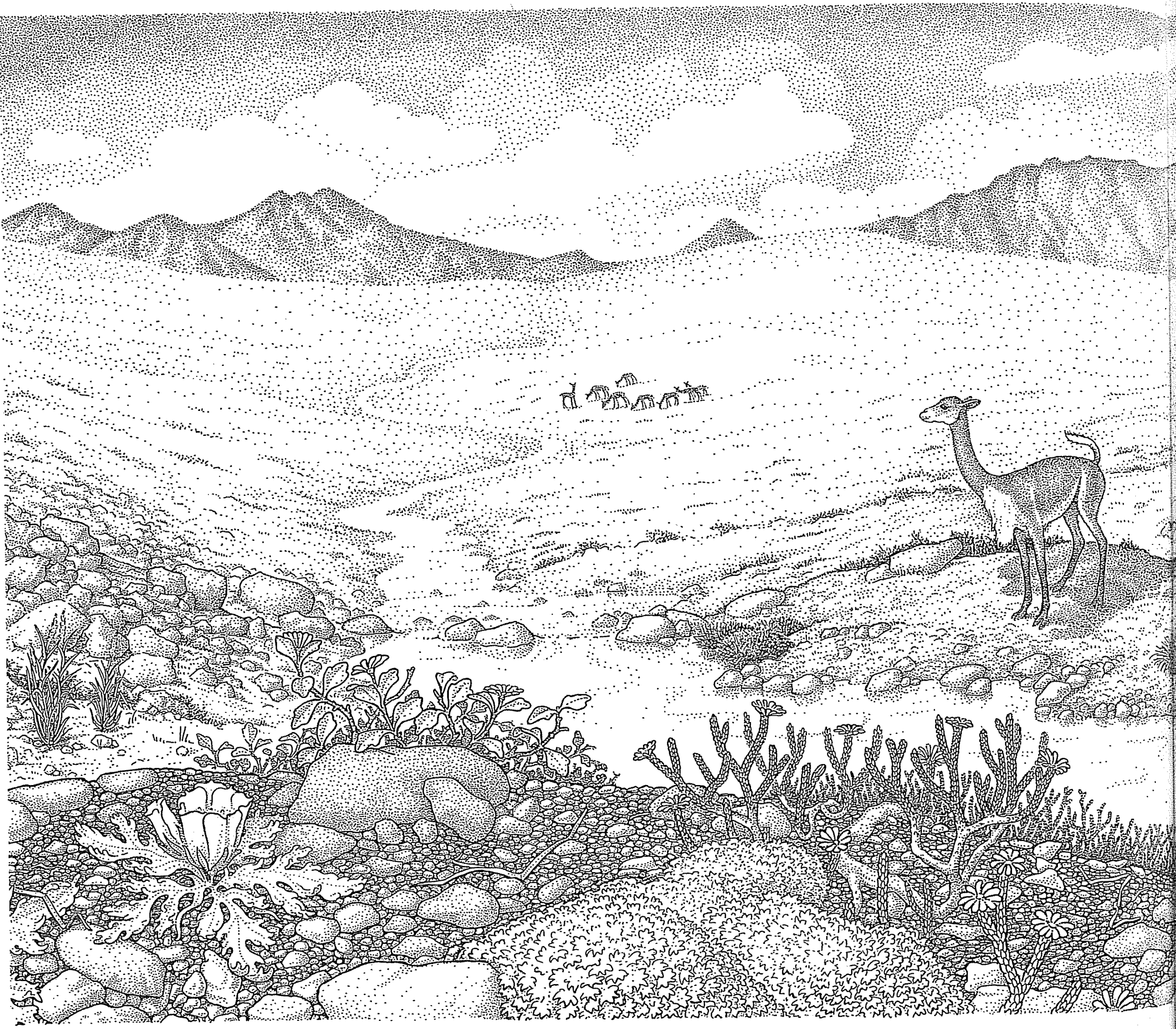
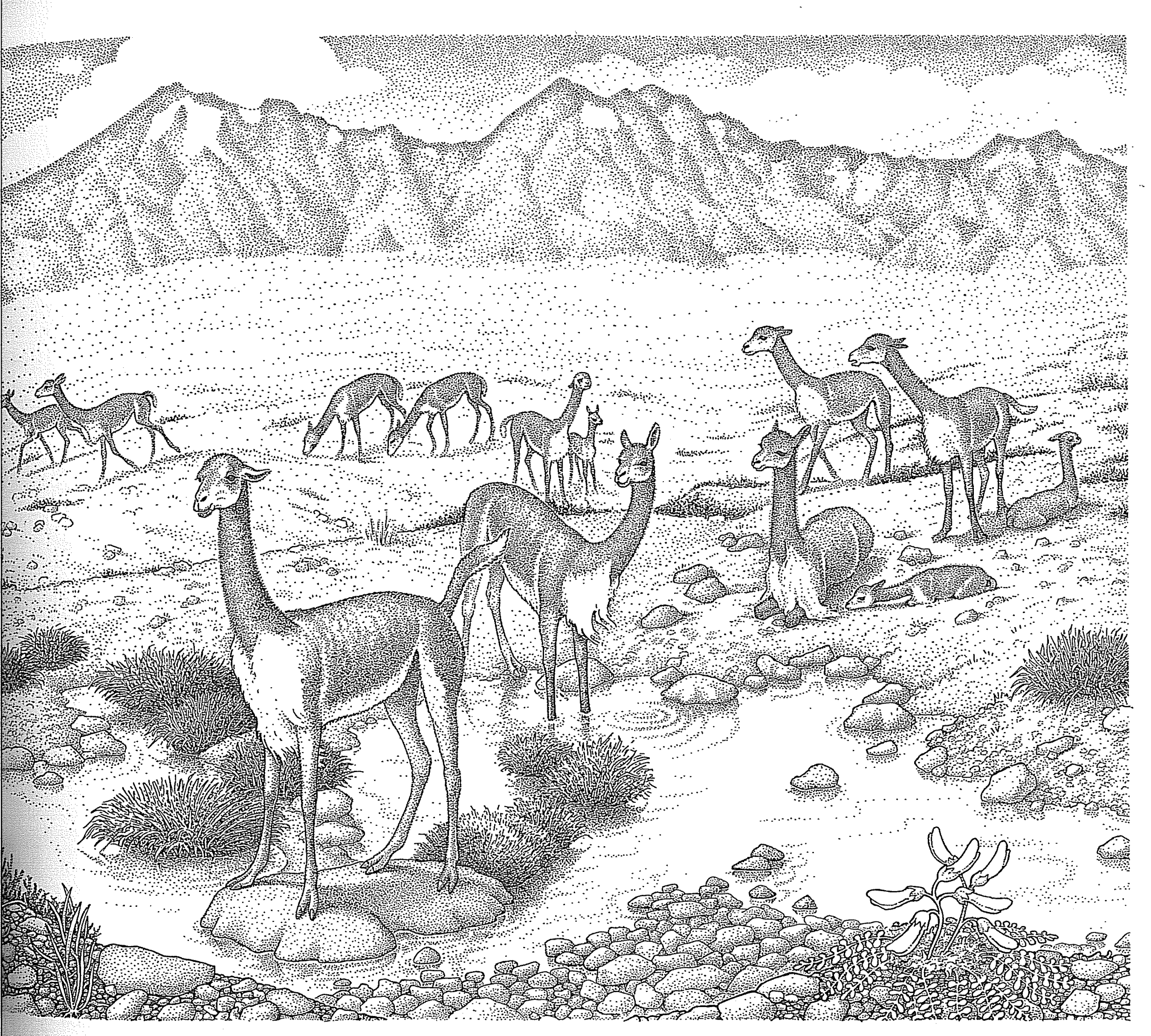


Figura 24-2
Sociedades de vicuña, un pequeño miembro de la familia de los camellos que se halla en las llanuras yermas de los Andes superiores. Puede verse a un grupo familiar territorial en primer plano. El único macho dominante se enfrenta al observador en una postura hostil, mostrándose lo mayor que le sea posible, permaneciendo erecto en una roca con la cabeza y cola enhiestas. Detrás de él se halla su harén, compuesto de diez hembras y tres jóvenes, que descansa y se alimenta. En reposo, la vicuña sitúa las patas bajo el cuerpo para conservar el calor; el efecto se ve mejorado por el mechón de blanco pelaje que cubre el pecho y la parte superior de los cuartos delanteros. La hembra de más a la derecha está «gargajeando», expulsión de aire que expresa irritación u hostilidad hacia otro animal. A la izquierda y a distancia, puede verse una manada no territorial de machos solteros. Tales grupos se forman y



escinden casualmente, mientras vagabundean de un lugar a otro buscando el alimento mejor, y sus miembros siempre están prestos a tomar el territorio de un macho residente, si éste se debilita o desaparece. En primer plano pueden verse algunas plantas del riguroso ambiente andino. Están las herbáceas Calamagrostis vicunarum *(extremo izquierdo) y* Festuca rigescens *(centro), la malvácea parecida a una lechuga* Nototriche transandica *en el ángulo inferior izquierdo, las compuestas* Baccharis microphylla *y* Lepidophyllum quadrangulare, *por debajo y a la derecha de* Nototriche, *y la leguminosa* Astragulus peruvianus *en el ángulo inferior derecho. Todas, excepto* Lepidophyllum, *son devoradas por las vicuñas. (Dibujo de Sarah Landry; basado en Koford, 1957, y Franklin, 1973.)*

los 2 hasta los 100, y los vagabundos solitarios son comunes. Los machos se agregan de una forma vaga con individuos que van y vienen casualmente. Los grupos masculinos vagan ampliamente a lo largo de los bordes de los territorios familiares, parándose para descansar y comer. Los individuos prueban con frecuencia las defensas de los machos territoriales, mediante intrusiones y desafíos deliberados, siempre prestos a darse cuenta en un minuto de que el residente se debilita o abandona.

EL GNÚ AZUL
(Connochaetes taurinus)

El gnú azul simboliza la casi desaparecida gloria de la vida salvaje africana. Considerado por los zoólogos como una forma aberrante del antílope, ha sido el ungulado más abundante de los herbazales cortos de África. Sus grandes manadas migratorias, que contienen miles de individuos, oscurecían antes el horizonte. Incluso hoy en día, alrededor de un millón de ellos pueblan las llanuras del Serengeti. Los gnús dominan la ecología de este lugar. Medra mejor en los pastos de hierbas coloniales como la grama *(Cynodon dactylon)*, que pueden soportar un constante pastoreo, beneficiándose de hecho con el estiércol de los animales que se alimentan de ellas. Así pues, el gnú crea en gran medida su propio ambiente óptimo. Constituye un excelente ejemplo de especie de clase D de Jarman, con grupos desconectados de hembras y crías que atraviesan los territorios de reproducción de los machos. Pero como se demuestra en los cuidadosos estudios de D. Estes (1969, 1975a), una distinción incluso mayor de la especie es la gran flexibilidad de su sistema social, finamente ajustado al ambiente tan variable de las planicies de África.

Bajo condiciones consistentemente favorables de pastoreo, las poblaciones de gnús están organizadas en manadas residentes de hembras y crías (manadas de crianza), o de machos solteros. En el cráter del Ngorongoro, en Tanzania, las manadas de crianza contienen un promedio de diez miembros y en apariencia ocupan una consistente área de actividad de al menos varios cientos de hectáreas. También parecen ser de composición relativamente estable y cerradas para los extraños, pues los machos foráneos que intentan unirse a ellas a menudo son hostigados. Durante la estación seca esta distribución se altera. Las manadas de crianza empiezan a agregarse en las áreas más bajas y húmedas, en las que la disponibilidad de forraje se restringe cada vez más. Al principio, las manadas regresan por la noche a sus áreas de actividad, pero eventualmente empiezan a pasar todo el tiempo en las nuevas áreas de alimentación. De forma simultánea, su número aumenta por el influjo de las manadas de solteros y de algunos de los machos territoriales. En regiones con condiciones permanentemente más secas, los gnús forman todo el año grandes agregaciones que migran desde un lugar con disponibilidad de forraje hacia otro. De hecho, las poblaciones permanentemente sedentarias y las migratorias, constituyen los dos polos de la organización social de los gnús, adaptadas respectivamente a los ambientes muy estables y muy variables. Todas las etapas intermedias son concebibles, dándose realmente. También es posible que poblaciones sedentarias se escindan de las migratorias, cuando las condiciones locales se vuelvan favorables, como por ejemplo en el Parque Nacional Wankie de Rhodesia y en el sur de Botswana.

El gnú azul está bien adaptado para llevar a cabo migraciones en masa. Viajan en una sola fila a lo largo de caminos tradicionales, dejando una sustancia segregada por las glándulas interdigitales de las pezuñas, con un olor tan intenso que incluso un ser humano puede seguirlos sólo con el olfato. Su distancia individual tolerada es inferior que en la mayoría de otros ungulados, lo que les permite agruparse mucho cuando la ocasión lo requiere.

Superpuesta al sistema de manadas mayormente centradas en las hembras, se halla la organización territorial de los machos solitarios. Así como en el caso de las vicuñas el macho defiende un territorio para proteger a su harén y a su suministro alimentario, el gnú sólo lo hace para cortejar. La defensa y la advertencia sexual asociadas con ello, se verifican durante todo el año, intensificándose mucho durante la época de la brama, que es breve. En las poblaciones sedentarias, el tamaño del territorio es moderado, con un promedio de 100 a 150 m de diámetro. Pero en medio de las manadas migratorias, donde los machos deben cambiar de lugar con frecuentes intervalos, los territorios a menudo presentan un diámetro de 20 m o menos. Durante el peor período de la estación seca, cuando la población se halla constantemente en movimiento, el comportamiento territorial se atenúa a veces, e incluso llega a perderse durante breves períodos. Únicamente alrededor de la mitad de los machos adultos son capaces de mantener territorios en cualquier estación; los restantes se ven relegados a las manadas de solteros.

Las ostentaciones de advertencia territorial en los gnús machos, se cuentan entre los más elaborados y espectaculares que puedan hallarse en vertebrados. En primer lugar, emplean todo el repertorio básico de los antílopes alcelafinos: cabeza erguida, escarbado y defecaciones rituales, puesta de rodillas y córneos. Buena parte de la acción tiene lugar en el terreno marcado, que es una porción desnuda del mismo, en o cerca del centro del territorio. A menudo los machos se revuelcan por el suelo. La acción probablemente no sólo sirve de ostentación visual, sino también como un medio de impregnarse el cuerpo de un olor a heces y orina. Los machos de los gnús también se enzarzan a diario en el «desafío ritual», que es único (Estes, 1969). Cada macho hace la ronda por todos sus vecinos territoriales, invirtiendo en cada uno un promedio de 7 minutos. Al menos se requieren 45 minutos diarios para comunicarse con todos ellos. La aparente función del desafío ritual es la de reafirmar los derechos de propiedad de los machos, sometiendo a prueba los de sus vecinos. El poseedor del territorio parece reconocer personalmente a sus vecinos. Los intercam-

bios son presididos por lo que podría llamarse razonablemente, respeto y consideración mutuos, mientras que las luchas son muy raras. Los auténticos combates y las lesiones se dan por lo común en otra época, cuando un macho está estableciendo primero sus dominios, es decir, cuando aún es un extraño. En el ritual se emplean alrededor de 30 formas de conducta distintas. Se usan en casi cualquier permutación posible que se pueda concebir, por cualquier participante y en cualquier momento de la ceremonia. Las ostentaciones incluyen posturas laterales; pastura y aseo ritualizados; corveteo, que incluye agitación de la cabeza, saltos, carreras y giros; señales de alarma «simuladas», en las que uno o ambos animales alzan las cabezas, miran a lo lejos y escarban; prueba de la orina; y las diversas ostentaciones de los alcelafinos en general que se han mencionado antes (véase la figura 24-3). Otro rasgo peculiar del desafío ritual, es que los encuentros tienen lugar en cualquier parte del territorio, y no sólo en la tierra desnuda o entre las fronteras.

A pesar de que las vidas de los miembros individuales de la manada no se hayan dilucidado con detalle, el ciclo vital en general se conoce. Antes de que empiece la época del alumbramiento, las hembras jóvenes son expulsadas de las manadas de crianza, y empiezan a reunirse. Hacia la época de la brama, cuatro meses más tarde, todas menos unas pocas hembras añales se han unido a las manadas de solteros. Mientras que el rechazo por parte de la madre y de las otras hembras es un factor, la principal fuerza causante de la separación es la agresión de los machos territoriales, quienes tratan a los añales como rivales. Las hembras jóvenes son tratadas de una forma más tolerante, siendo posible que el formar parte de las manadas de crianza se base, al menos en cierta medida, en el parentesco de las líneas de hembras.

EL ELEFANTE AFRICANO
(Loxodonta africana)

El mayor de los mamíferos terrestres se distingue también por una de las organizaciones sociales más avanzadas. El elefante africano es notable por la cerrazón e intimidad de los lazos formados entre las hembras, el poder del matriarcado, que establece las reglas del grupo familiar, y el considerable tiempo que duran estas asociaciones individuales. Esta concepción de la sociobiología de los elefantes es reciente. Los hechos esenciales fueron inferidos por Laws y Parker (1968), a partir de datos demográficos confirmados en las observaciones directas realizadas por Hubert y Ursula Hendrichs (1971), quienes dedicaron dos años a estudiar una población del Serengeti. Más recientemente, Iain Douglas-Hamilton (1972, 1973) ha realizado un estudio de cuatro años y medio de duración, en el Parque Nacional del lago Manyara, Tanzania, durante el que llegó a reconocer a 414 de los aproximadamente 500 elefantes presentes, recogiendo una impresionante cantidad de detalles sobre sus relaciones individuales y sobre la vida de los grupos familiares. El siguiente relato está basado en gran parte, en los estudios de Douglas-Hamilton.

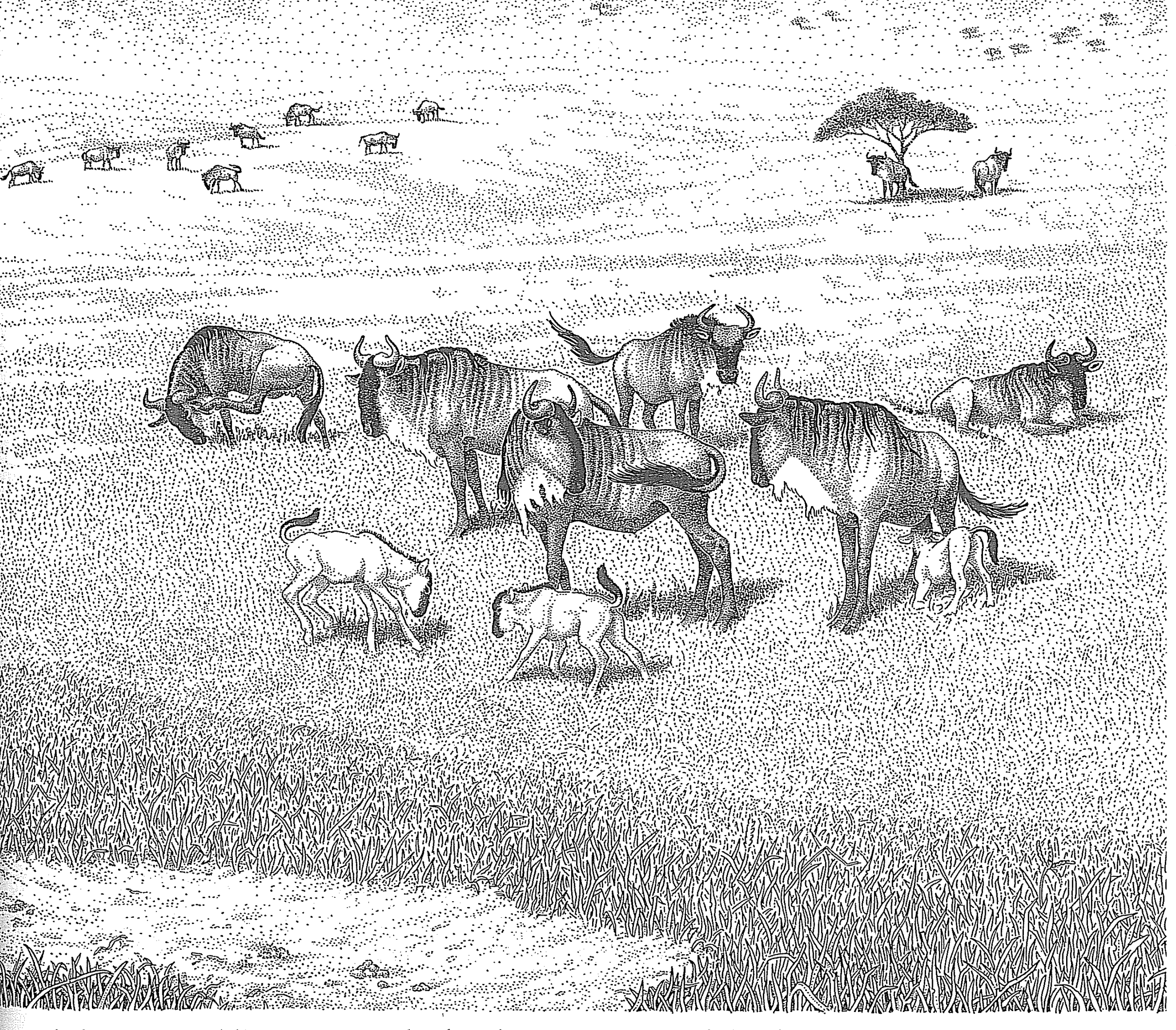
El elefante africano vive en la actualidad por la mayor parte del África subsahariana, menos en El Cabo, pero sólo en la época del Imperio Romano, se extendía por el norte hasta las costas del Mediterráneo y Siria. Posiblemente existan en la actualidad varios cientos de poblaciones, compuesta cada una por 1000-8000 individuos que viven en un área de 1300-2600 km². Los elefantes son exclusivamente vegetarianos, nutriéndose con una gran diversidad de plantas. En un período de 12 horas, fue observado un animal que había escogido no menos de 64 especies de plantas pertenecientes a 28 familias. Cuando la vegetación disponible escasea en una localidad dada, los animales se dedican cada vez más al consumo de hierba, pero no pueden medrar indefinidamente con este alimento secundario. Los elefantes pueden tener un efecto devastador sobre su ambiente. Despojan a los árboles de corteza y ramas, matando a muchos. A elevadas densidades de población, eventualmente convierten los bosques secos en parques. Unos pocos machos tienen la habilidad de sacudir los grandes árboles, proporcionando alimento para sí mismos y para sus compañeros. Las semillas de las acacias y de otros árboles y arbustos, pasan a través del tracto digestivo sin sufrir daños, siendo esparcidas con los excrementos, por lo que con el tiempo se llega a un equilibrio entre el tamaño de las poblaciones de elefantes, y el espesor de la vegetación con que se nutren.

Cada población está organizada en dos o tres jerarquías alineadas de grupos sociales. El agrupamiento más importante directamente por encima del individuo, es la *unidad familiar*, manada muy unida de 10 a 20 hembras con su prole, dirigida por una poderosa matriarca. En Manyara, cada unidad contenía un promedio de 3,4 grupos materno filiales. Los miembros parece que jamás se apartan de su unidad a una distancia superior a un kilómetro, durante intervalos inferiores a un día. La matriarca es por lo general el individuo más viejo, y por tanto, el mayor y más fuerte, pues los elefantes siguen creciendo pasada la madurez. Debido a la edad, las hembras que la rodean es probable que incluyan no sólo a sus hijas, sino también a sus nietas, y los vínculos entre hembras puede suponerse que duran hasta 50 años. La matriarca reúne a las demás y las conduce de uno a otro lugar. Se pone al frente en presencia de un peligro, y a la cola en las retiradas. Cuando envejece y se debilita, una hembra más joven toma su puesto de forma gradual. Pero en los casos en que la matriarca fallece de improviso, el efecto es traumatizante. Los sobrevivientes se agolpan alrededor de su cuerpo llenos de pánico, desorganizados y aparentemente incapaces de retirarse o de montar su propia defensa. Los cazadores hace tiempo que saben que, si disparan sobre la conductora, el resto de la manada puede abatirse con facilidad en rápida sucesión. Por este motivo, Laws y Parker recomiendan que cuando se hace necesario escoger animales, debido a la presión de población, deben eliminarse unidades familiares enteras, y no sólo individuos elegidos al azar.



Figura 24-3

Organización social del gnú, que puede verse en esta escena procedente de las llanuras del Serengeti en Tanzania. En primer plano, dos machos ejecutan el ritual de desafío, intercambio diario por el que cada uno reafirma sus derechos territoriales y desafía a los de sus vecinos. El macho de la izquierda corvetea frente a su rival, que acaba de escarbar el terreno con sus astas, en otra ostentación ritual. Los machos parecen conocerse, con el resultado de que el desafío ritual dura un promedio de 7 minutos sólo, y casi nunca desemboca en una pelea de verdad o en lesiones. El intercambio puede tener lugar en cualquier punto del territorio dentro de cualquiera del de los machos, incluyendo el terreno de pataleo, un ejemplo de lo cual puede verse en el centro y en primer plano. A la derecha, una manada en lactancia come y descansa mientras atraviesa el territorio de uno de los machos. Cualquier



hembra en estro es probable que se aparee con el macho residente en este periodo. Dos terneros machos juegan de una forma que anticipa los elaborados rituales agresivos en los que invertirán buena parte de sus vidas adultas. Otros machos solitarios pueden verse detrás de cada uno de los individuos en ostentación, y otro par a lo largo de los límites territoriales, en la acacia del fondo a la derecha. Otras manadas de lactancia pastan a la izquierda; al fondo y a la izquierda, se halla una manada de machos no territoriales solteros. La vegetación dominante en el terreno es hierba bermuda, una especie colonial resistente que medra bajo un intenso pastoreo y abonado, por parte de los gnús. (Dibujo de Sarah Landry; basado en Estes, 1969 y comunicación personal.)

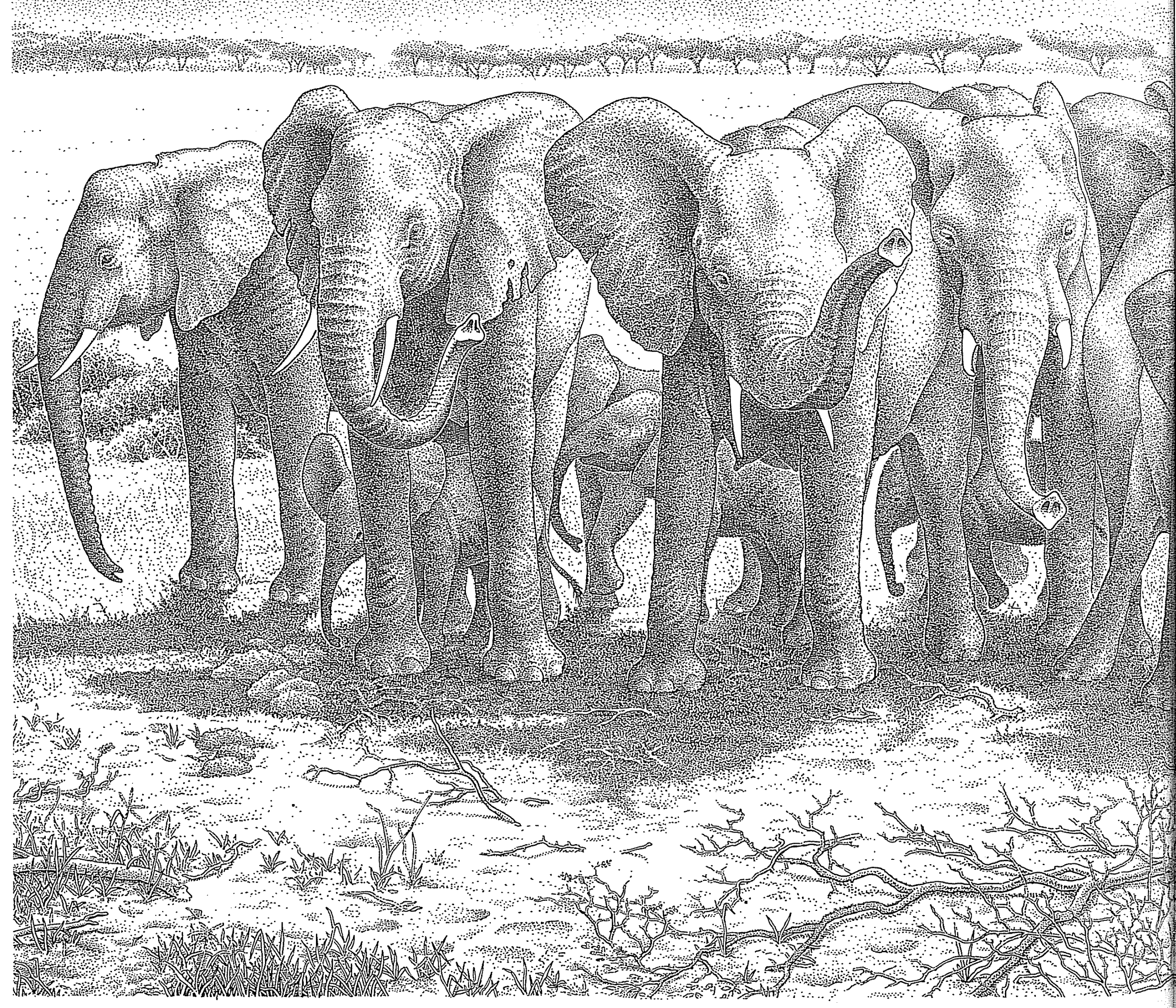
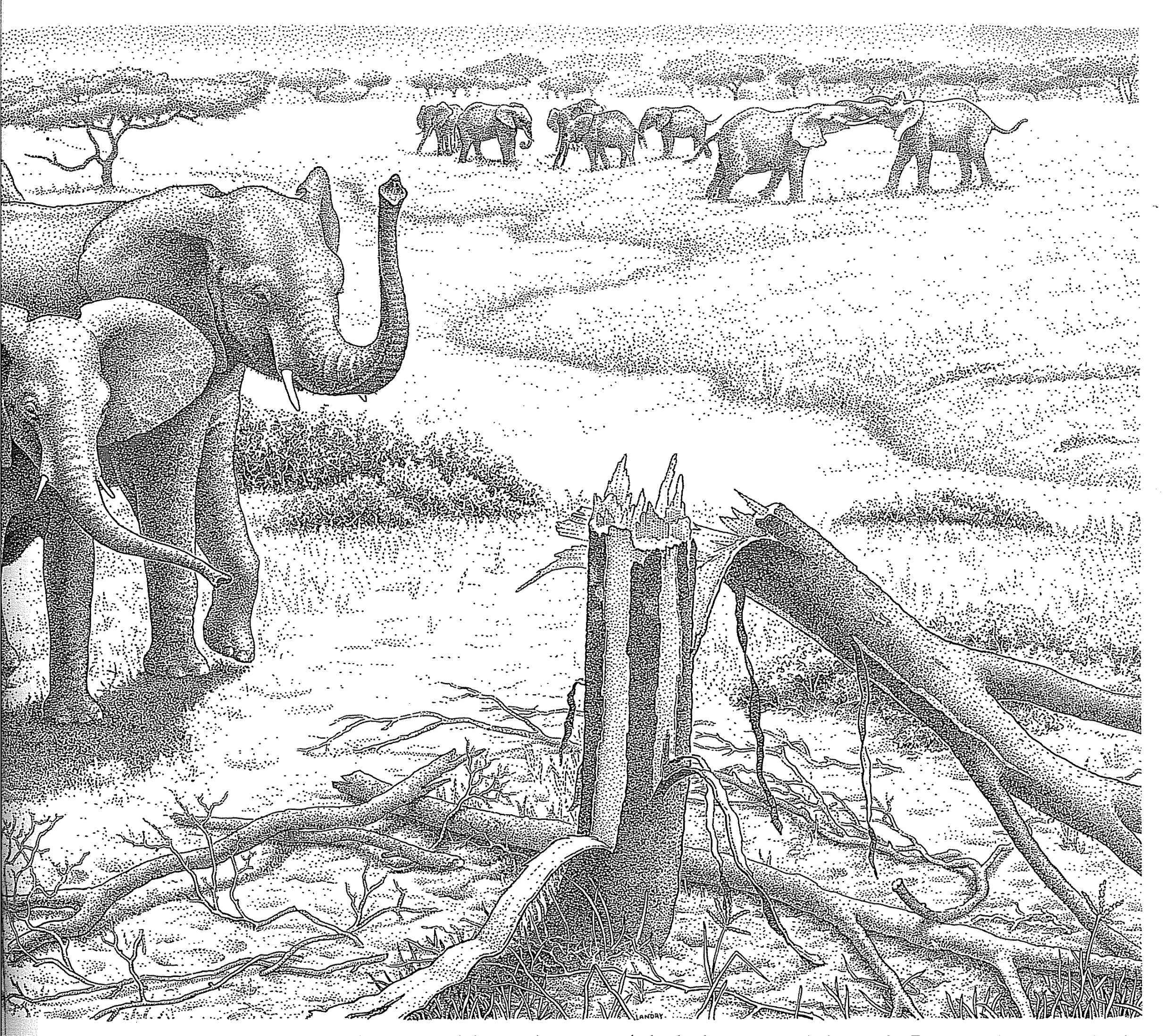


Figura 24-4

Los dos grupos sociales básicos del elefante africano, pueden verse en este grabado. En primer plano y a la izquierda, puede verse una unidad familiar enfrentándose al observador, según una formación apretada a la defensiva. La alarma y una débil hostilidad se indican por la posición erecta de los animales, la encrespación de sus orejas y la extensión de sus trompas. La unidad familiar se compone por entero de hembras y elefantes jóvenes en diversos estados de crecimiento. La matriarca es el segundo individuo por la izquierda, cuya superior edad se pone de manifiesto por la piel más arrugada y sus deterioradas orejas. Varias crías y jóvenes pertenecientes a ambos sexos, se han dirigido hacia posiciones protegidas en la retaguardia del grupo. Hacia el extremo derecho puede verse una hembra a unos tres cuartos de su crecimiento, y cerca de ella, una alrededor de la mitad. Los individuos mayores son machos adultos. Si el grupo se ve forzado a retirarse, la matriarca cubrirá la retaguardia, continuándose



enfrentando al enemigo, y quizás efectuando cargas simuladas o reales. Cuando se aleje, nunca se moverá con superior rapidez que el más pequeño y más lento de los individuos. La unidad familiar constituye el agrupamiento social central en los elefantes. Estas asociaciones de hembras individuales, que dependen mucho de las matriarcas, perduran con frecuencia durante décadas. Hacia atrás y a la derecha, se halla una manada vagamente organizada de machos, dos de los cuales luchan por la dominación. Los machos de rango llegan a ser consortes temporales de las hembras en estro de la manada. En primer plano y a la derecha, puede verse una acacia recientemente rota por un elefante comiendo. Este tipo de daños empobrecen la vegetación. Las regiones que soportan densas poblaciones de elefantes, los bosques secos son convertidos a menudo en parques del tipo observado en esta ilustración. (Dibujo de Sarah Landry; basado en Douglas Hamilton, 1972, y comunicación personal, conjuntamente con fotografías de Peter Haas.)

El segundo nivel de organización social, es el *grupo de parientes*, un conjunto de unidades familiares que permanecen cerca, y cuyos miembros exhiben un cierto grado de familiaridad personal. Es probable que tales grupos se originen cuando las unidades familiares se dividen por fisión. Que las unidades se desdoblan lo indica el hecho de que pocas contienen más de 20 individuos, incluso a pesar de que la mayoría crecen constantemente. Douglas-Hamilton fue testigo del proceso de división en la unidad mayor de Manyara, que contenía 22 miembros. Durante un período de un año, 2 machos jóvenes, una hembra adolescente y dos crías, se apartaron cada vez más del resto de la unidad. Después de que la hembra adolescente diera a luz por primera vez, los dos subgrupos permanecieron apartados durante diversos períodos. Un día, la matriarca condujo a la unidad familiar original hacia el sur, a una distancia de 15 km, produciendo la primera separación espacial importante entre ambos grupos. Cuando la unidad parental volvió al sitio de origen, el grupo derivado se reunió con ella y permaneció en las proximidades. Si este caso se demuestra como típico, la designación de tales complejos como grupos de parientes estará justificada.

Es posible que el crecimiento de la población, expandiendo las uniones de grupos de hembras ultra-estables, produzca complejos sociales incluso mayores que sean coextensivos con las poblaciones locales. Tales «clanes» contienen quizás, de 100 a 250 individuos. Durante las migraciones, hasta mil elefantes forman agregaciones móviles, evidentemente desorganizadas más allá del nivel de grupo de parientes. En Manyara, las unidades familiares ocupaban distribuciones hogareñas con una extensión comprendida entre los 14 y los 52 km², por las que vagaban según modelos irregulares. Las distribuciones se imbricaban en gran medida, y no había un comportamiento territorial abierto, posiblemente como resultado de los lazos familiares entre grupos adyacentes.

Los grados de cooperación y altruismo mostrados dentro de los grupos familiares, son extraordinarios. Los jóvenes de ambos sexos son tratados de la misma forma, y cualquiera de ellos puede mamar de cualquier madre del grupo. Las hembras adolescentes sirven de «tías», impidiendo que los pequeños corran delante y despertándolos de sus siestas. Cuando Douglas-Hamilton abatió a un joven con un dardo anestésico, las hembras adultas corrieron en su ayuda y trataron de ponerlo en pie. Un comportamiento similar ha sido observado con frecuencia por los cazadores de elefantes. En su valor adaptativo, la respuesta es básicamente similar a la puesta a flote de los delfines heridos por los compañeros que forman parte del cardumen. Debido al gran tamaño del animal, un elefante caído pronto se sofocará debido a su propio peso, o se recalentará por una prolongada exposición al sol. Finalmente, la matriarca es excepcionalmente altruista. Está presta a exponerse a sí misma al peligro mientras protege a la manada, siendo el individuo más valeroso cuando el grupo se reúne en la característica formación circular defensiva (véase la figura 24-4).

Mientras aún se hallan en compañía de sus madres, los jóvenes machos anticipan sus futuros papeles embistiéndose entre sí en cargas simuladas y luchas por juego. En la adolescencia, empiezan a ser expulsados por los machos, y a la edad de 13 años, cuando ya casi son adultos, son repetidamente perseguidos hasta que se marchan. Los machos adultos viven solos o en bandadas dispersas, esparciéndose con mayor amplitud que las hembras. Cuando van en grupos, compiten por una posición en la jerarquía de dominación, estableciéndose usualmente el resultado en función del tamaño. Las luchas se hacen más duras en presencia de hembras en estro, pero incluso entonces, raras veces tienen como resultado heridas serias. Las coaliciones del tipo observado en los primates superiores, parecen existir entre los grupos de elefantes. Hendrichs y Hendrichs observaron una maniobra de «amenaza protegida» muy similar a la que informó independientemente Kummer en los papiones sagrados (véase el capítulo 26). Es decir, los machos menores eran capaces de dominar a los de tamaño medio, por la mera proximidad de los machos jefes. Los animales más grandes intimidaban a los pequeños menos de lo que lo hacían los medianos, que eran evidentemente los que tenían más probabilidades de ser tratados como rivales.

Los elefantes africanos se comunican principalmente mediante señales visuales producidas con la parte delantera del cuerpo. La hostilidad es expresada mediante series graduadas de posturas y movimientos compuestos. A baja intensidad, el animal permanece «erguido», aumentando su tamaño aparente mediante la elevación de la cabeza, hasta que los colmillos quedan por encima de ella, y con las orejas hacia adelante. De acuerdo con Hendrichs, los elefantes comunican una amenaza de elevada intensidad moviéndose hacia el enemigo, levantando las orejas con un alto restallido y extendiendo la trompa agitadamente hacia adelante. Al efectuar una ostentación hacia un rival menor, el elefante puede emplear el «zurrido de la trompa hacia adelante», en el que ésta es enrollada y luego bruscamente extendida hacia el oponente. Al mismo tiempo barrita. Unos pocos individuos lanzan puñados de hierba, ramas y otros objetos en la dirección del rival. El uso de la trompa ilustra la importancia del contexto en la comunicación de los elefantes. Cuando se acompaña de una postura erecta y de un lanzamiento hacia adelante de las orejas, la extensión de la trompa constituye casi con toda certeza, una señal de hostilidad. Pero la trompa también puede mantenerse extendida simplemente para husmear el aire, o como una postura amistosa. Cuando dos elefantes se encuentran después de una separación temporal, ejecutan una ceremonia de salutación muy similar a la de los lobos y perros salvajes africanos. La punta de cada trompa se sitúa en la boca del otro, siendo ordinariamente el animal menor quien toma la iniciativa. El comportamiento pudiera ser un movimiento ritualizado de alimentación. Los pequeños prueban a menudo las bocas de sus madres para catar el alimento que ha sido consumido.

El acto de agresión más extremado en el elefante africano, es la carga, uno de los espectáculos de la naturaleza más aterradores. Es probablemente dirigido sólo hacia los depreda-

dores peligrosos, incluido el hombre. En un ataque en serio, las ostentaciones agresivas son mínimas, lanzándose pocas advertencias de cualquier tipo:

Una hembra joven desconocida, con una cría recién nacida, desapareció por la derecha. Después de 60 segundos de intervalo, una gran hembra (categoría de tamaño 5), con las orejas completamente extendidas, cargó silenciosamente desde la maleza por la que habían desaparecido la hembra con la cría. Metió un colmillo por el costado de mi todo-terreno, por detrás de la cabina, sin detenerse. El vehículo efectuó un giro de 90°. En estos momentos aparecieron otros elefantes, que evitaron observar a la primera hembra, pero a partir del daño, parece que había retirado su colmillo embistiendo otra vez. Los nuevos elefantes, con un pequeño de unos 3 años entre los primeros, se acercaron a la carrera por la derecha y se lanzaron al ataque sin la más mínima duda, pero en estos momentos la acción se había mezclado con altos y continuos trompetazos. Una segunda hembra, totalmente adulta, usó su cabeza para embestir y luego apretar el techo de la cabina. Se apoyó pesadamente de lado contra el vehículo y sus colmillos rasgaron la carrocería, por detrás de la portezuela. Una tercera hembra cargó por el frente y metió su colmillo izquierdo por uno de los faros delanteros. Lo retiró con rapidez y cargó de nuevo, metiéndolo esta vez por el radiador hasta enterrar más de un metro de colmillo en el coche. Sacudió la cabeza hacia arriba, la dejó volver y empezó a empujar. El coche fue arrastrado hacia atrás unos 30 metros, hasta que topó con un arbolito. La tercera hembra y las demás se retiraron ahora hasta unos 25 metros, donde se detuvieron y formaron un apretado círculo, barritando aún, y situándose hacia fuera, con las orejas extendidas y las cabezas levantadas. Al minuto siguiente, el grupo se había disuelto en la maleza. (Douglas-Hamilton, 1972.)

El oído de los elefantes es evidentemente casi tan agudo como el de los seres humanos, y en cautividad pueden ser fácilmente entrenados para responder a la voz del hombre. Los elefantes indios totalmente entrenados, son capaces de obedecer hasta 24 órdenes verbales separadas de sus naires. En los elefantes africanos en libertad, la comunicación vocal es tan rica y frecuente como la visual. Los sonidos pueden clasificarse en gruñidos, trompeteos, berridos y chillidos, pero varían mucho en intensidad y según el contexto en que sean emitidos. El gruñido, que suena como una grave *r*, es uno de los más comunes y versátiles de los sonidos de los elefantes. Un gruñido puede llegar hasta un kilómetro de distancia, y su función usual parece ser la del mantenimiento de contactos entre individuos y familias. Pero también sirve de débil señal agresiva entre hembras y crías, cuando los jóvenes animales intentan forzar el camino hacia los agujeros con agua excavados por los adultos. Los pequeños gruñen mientras se pelean en broma. Otra forma de gruñido se combina con el trompeteo durante las ostentaciones agresivas más serias entre adultos. Algunas evidencias anecdóticas sugieren que los miembros individuales de un grupo, son capaces de reconocerse entre sí mediante variaciones pequeñas en las cualidades de los sonidos.

La comunicación química también está bien desarrollada, lo que quizás pueda parecer sorprendente en un mamífero tan gigantesco. Douglas-Hamilton observó a un individuo separado siguiendo a su unidad familiar, gracias a una pista olorosa dejada dos horas antes, que captaba con el extremo de su trompa. Los machos frecuentemente controlan la condición sexual de las hembras, poniendo los extremos de sus trompas sobre los orificios genitales de éstas últimas. Un gran misterio es lo que encierra la glándula temporal, emplazada entre la oreja y el ojo, y que periódicamente segrega un viscoso líquido muy oloroso. La secreción se libera en grandes cantidades cuando los animales están excitados o bajo tensión, lo que sugiere que la glándula puede hallarse bajo un control autónomo. Es funcional en ambos sexos, mientras que en el elefante asiático, sólo en los machos. Al igual que los elefantes asiáticos, *Loxodonta* frotan la secreción por los árboles y el suelo, pero los propósitos son inciertos. No hay evidencias de que los machos defiendan y marquen sus territorios, a pesar de que la afluencia de líquido parezca aumentar con la densidad de población. En base a numerosas observaciones de campo, Douglas-Hamilton ha emitido la hipótesis de que la secreción sirva para múltiples funciones de comunicación, como en la señalización de pistas, reconocimiento de los individuos, alarma y quizás espaciado social.

Los estudios de Eisenberg, McKay y sus asociados en Ceilán, indican que el comportamiento social del elefante asiático *(Elephas maximus)* es básicamente similar al del africano. En particular, los grupos estables son las unidades familiares que contienen de 8 a 21 hembras y jóvenes; las unidades son conducidas por una matriarca; las crías maman de cualquier hembra lactante del grupo; y los machos empiezan a marcharse a una edad comprendida entre los 5 y 7 años. Se han notado algunas diferencias, a pesar de todo. Los machos de una edad aproximada a los 14 años exhiben el fenómeno del celo, estado temporal en que se hacen excepcionalmente agresivos y sexualmente activos, al tiempo que segregan grandes cantidades de líquido por la glándula temporal. Los machos frotan la secreción por los troncos de los árboles, evidentemente como un medio de señalizar su presencia y su humor. Los elefantes machos pueden aparearse cuando no están en celo, pero la condición incrementa con claridad sus posibilidades de alcanzar la dominación sobre sus rivales, y permite un acceso más rápido a las hembras en estro. Sería interesante saber si las secreciones varían lo suficiente como para impartir «firmas» olorosas individuales.

Capítulo 25

Los carnívoros

Entre los órdenes de mamíferos, los carnívoros sólo son superados por los primates, en cuanto a complejidad y variedad de su comportamiento social. La mayoría de las 253 especies vivientes, que incluyen a perros, gatos, osos, mapaches, mangostas y formas relacionadas, son completamente «solitarias». Esto significa que una sociedad está comprendida exclusivamente por la madre y sus hijos no destetados, mientras que machos y hembras adultos sólo se asocian durante la época de celo. Con estas bases, muchas formas de organización más complejas han surgido. Un grado comúnmente hallado, por ejemplo en chacales, perros mapache, zorros y algunas mangostas, está caracterizado por vínculos entre la pareja: el macho permanece con la hembra durante extensos períodos de tiempo, y la ayuda de alguna forma al cuidado y protección de los pequeños. El coatí *Nasua narica,* representa otro grado, que se distingue por bandas de hembras y prole acompañadas de machos, durante la estación de apareamiento. Muchas especies de mangostas poseen una forma aún superior de organización, en la que las familias encabezadas por una pareja macho-hembra unidos, cooperan durante la caza. Las nutrias marinas muestran aún otro tipo de organización. Fieles a su ambiente marino, se reúnen como las focas en lugares seguros para vivir en manadas toscamente organizadas. Allí, los machos pelean entre sí, y tienen lugar el cortejo y el apareamiento. Los leones, que son los únicos felinos con una forma avanzada de organización social, forman familias de hembras a las que uno o dos machos dominantes se unen en una existencia casi parásita. Finalmente, en lo que podría denominarse la cima de la evolución social en los carnívoros, las jaurías de lobos y licaones africanos muestran grados de coordinación y altruismo sólo alcanzados por los insectos sociales, y algunos monos del Viejo Mundo.

El comportamiento social es diverso no ya dentro de los Carnivora como un todo, sino también dentro de familias y géneros (tabla 25-1). La gran labilidad evolutiva de los rasgos sociales individuales, es comparable a la observada en los mamíferos, haciéndose difícil la presentación de tendencias mediante diagramas filogenéticos convencionales. Los carnívoros, globalmente, son más sociales que la gran mayoría de otros órdenes de mamíferos. No sólo un gran porcentaje de las especies están organizadas por encima de la elemental unidad hembra-descendencia, sino que muchas están en o cerca de las fases evolutivas más elevadas. Pero un interés incluso mayor radica en el hecho de que gran parte del comportamiento social de los carnívoros, sirve para aumentar la eficiencia de la depredación. Esta peculiaridad presenta dos consecuencias. La primera, de acuerdo con la regla de eficacia ecológica, es que los carnívoros viven en poblaciones mucho menos densas que los herbívoros, y por tanto, sus áreas de actividad son mayores. En consecuencia, los territorios son espacio-temporales, y en algunos casos, están formados por poco más que por redes de trampas que se solapan ampliamente, y que están señalizadas por puntos olorosos. En segundo lugar, y hallándose en la cúspide de energía, los carnívoros mayores no están sujetos a una depredación signi-

Tabla 25-1

Familias y géneros de carnívoros vivientes (orden Carnivora), y sus principales rasgos sociobiológicos. También se dan referencias seleccionadas para cada género; para revisiones más generales véase a Eisenberg (1966), Kleiman (1967), Ewer (1973), y Kleiman y Eisenberg (1973).

Tipo de carnívoro	Sociobiología	Referencias
SUPERFAMILIA CANOIDEA		
FAMILIA CANIDAE (perros, zorros y formas parecidas)		
SUBFAMILIA CANINAE		
Canis (perros «verdaderos», incluyendo a lobos, coyotes y chacales). 7 especies. América del Norte, Eurasia, África.	*Diversos.* Las parejas de chacales defienden territorios. Los lobos forman jaurías de hasta 20, que normalmente son extensos grupos familiares; véase la descripción en otra parte de este capítulo.	Murie (1944), Banks y col. (1967), Scott (1967), Snow (1967), Woolpy y Ginsburg (1967), Woolpy (1968a, b), Fox (1969, 1971), Mech (1970), H. y Jane van Lawick-Goodall (1971), Ewer (1973), Wolfe y Allen (1973)
Alopex (zorro ártico). 1 especie. Circumpolar.	*Parejas,* ocasionalmente solitarios.	Kleiman (1967), MacPherson (1969)
Chrysocyon (lobo de crin). 1 especie. Sudamérica meridional.	*Solitarios.*	Langguth (1969), Kleiman (1972b)
Dusicyon (zorros paraguayo, chileno y formas relacionadas). 10 especies. Sudamérica.	*Solitarios.*	Housse (1949), Kleiman (1967)
Fennecus (fennec, zorro del desierto). 1 especie. Del Norte de África hasta Arabia.	*Parejas.*	Gauthier-Pilters (1967)
Nyctereutes (perro-mapache). 1 especie. Este de la URSS, China, Japón.	*Parejas.*	Seitz (1955)
Urocyon (zorros grises). 2 especies. Norteamérica.		Lord (1961)
Vulpes (zorros). 10 especies. Europa, Asia y África.	*Parejas;* los machos pueden mantener a más de una hembra, que posiblemente sean madre e hijas o hermanas. Territoriales.	Vincent (1958), Ables (1969), Kilgore (1969), Ewer (1973)
Atelocynus (zorros de orejas cortas), *Cerdocyon* (zorros cangrejeros).	*Desconocidos.*	
SUBFAMILIA SIMOCYONINAE		
Lycaon (perro cazador africano). 1 especie. África.	*Jaurías altamente coordinadas.* Véase en otra parte de este capítulo.	Kühme (1965a, b), Estes y Goddard (1967), H. y Jane van Lawick-Goodall (1971), van Lawick (1974), Estes (1975b)
Cuon (dhole o perro rojo). 1 especie. Del sur de la URSS a Java.	*Jaurías.* Cazan en grupos.	Keller (1973), Kleiman y Eisenberg (1973)
Speothos (perro vinagre o de los matorrales). 1 especie. Américas Central y del Sur.	*Jaurías.* Cazan roedores y otras presas en grupos reducidos.	Kleiman (1972b)
SUBFAMILIA OTOCYONINAE		
Otocyon (zorro orejudo). África.	*Jaurías.* Cazan presas pequeñas e insectos en grupos reducidos.	Kleiman (1967)
FAMILIA URSIDAE (osos y pandas gigantes). 6 géneros, 8 especies.	*Solitarios,* probablemente territoriales en general; prolongadas asociaciones entre madre y oseznos. Véase la descripción en otra parte de este capítulo.	Krott y Krott (1963), Perry (1966, 1969), Ewer (1973), Poelker y Hartwell (1973)
FAMILIA PROCYONIDAE (osos lavadores y afines). *Procyon* (mapaches). 6 especies. Nuevo Mundo.	*Solitarios.* El mapache común *(P. lotor)* es solitario, a pesar de que los añales pueden refugiarse juntos. Las áreas de actividad solapan mucho. No hay evidencias de defensa territorial, aunque se forman jerarquías de dominación en las estaciones de alimentación.	Stuewer (1943), Sharp y Sharp (1956), Bider y col., (1968), Ewer (1973), Barash (1974b)
Ailurus (panda menor o rojo). 1 especie. De Sikkim a China.	*Desconocidos.* Se toleran mutuamente en cautividad y pueden formar bandas en la Naturaleza.	Ewer (1973)

Tabla 25-1 *(continuación)*

Tipo de carnívoro	Sociobiología	Referencias
Bassaricyon (olingos). 2 especies. De México a Sudamérica.	*Desconocidos.*	
Bassariscus (basárides o «gatos» de cola anillada). 2 especies. De Oregón a América Central.	*Solitarios.*	Richardson (1942)
Nasua (coaties). 3 especies. América Central y del Sur.	*Sociales.* Pequeñas bandas de hembras y proles, a las que se unen los machos durante la época de celo. Véase en otra parte de este capítulo.	Kaufmann (1962)
Nasuella (coatí oliva o pequeño). 1 especie. Sudamérica.	*Desconocidos.*	
Potos (quincajús). 1 especie. De México a Sudamérica.	*Solitarios.*	Poglayen-Neuwall (1962, 1966)
FAMILIA MUSTELIDAE (tejones, nutrias, mofetas, comadrejas). 25 géneros, 70 especies. Universales, menos en Australia y Oceanía.	*Diversos.* La gran mayoría de especies parecen ser solitarias, excepto en las asociaciones universales materno-filiales, visitándolas los machos durante la época de celo. En la nutria marina *Enhydra lutris,* se forman manadas débilmente organizadas de ambos sexos, allí donde las rocas y las algas proporcionan lugares para dormir; dentro de las manadas hay cortejo, apareamiento y luchas entre machos. Otras nutrias parecen ser solitarias. En el tejón europeo *Meles meles,* una pareja y su prole ocupan el mismo sistema de madrigueras hasta 2 generaciones; los lugares de las madrigueras son «tradicionales», y a veces duran cientos de años, a través de muchas generaciones de tejones. El tejón americano *Taxidea taxus* es solitario.	Eisenberg (1966), Lockie (1966), Verts (1967), Erlinge (1968), Kenyon (1969), Ewer (1973)
SUPERFAMILIA FELOIDEA		
FAMILIA VIVERRIDAE (civetas, ginetas, mangostas). 36 géneros, 75 especies. Viejo Mundo, excepto Australia y Oceanía.	*Diversos.* Los Viverrinae son nocturnos y evidentemente solitarios, pero los Herpestinae son en general mucho más sociales que incluso los mustélidos. Las parejas se forman de forma típica en los herpestinos, y al menos en *Crossarchus* y *Suricata,* la hembra es mayor y dominante sobre el macho. En algunas especies, como en *Crossarchus, Helogale, Mungos* y *Suricata,* varias familias viven en madrigueras y buscan alimento juntas; en el mungo *M. mungo,* el caso extremo, son comunes las jaurías de 30 a 40 individuos. En otras especies, como *Cynictis* y *Herpestes,* las familias viven en las mismas madrigueras, pero buscan la comida por separado. En *Helogale* pueden coexistir varias generaciones y buscar comida juntas.	Ewer (1963, 1973), Wemmer (1972), Albignac (1973), Rasa (1973)
FAMILIA HYAENIDAE (hienas, lobos de tierra). 3 géneros, 4 especies. De África a India.	*Sociales.* Los proteles *(Proteles cristatus)* se alimentan primariamente de termes, habiendo sido vistos solos y en pequeñas jaurías, que podrían ser grupos familiares. Las hienas manchadas *(Crocuta crocuta)* forman «clanes» de 10 a 100 individuos, que son territoriales; las hembras son mayores que los machos y los dominan.	Eisenberg (1966), Kruuk (1972), Kruuk y Sands (1972)
FAMILIA FELIDAE (felinos). 4 géneros, 37 especies. Universales, excepto Australia y Oceanía.	*Diversos.* La mayoría de especies son solitarias, aunque los jóvenes ayudan a menudo a la madre en la caza de las presas; en el guepardo *(Acinonyx jubatus),* el macho aparentemente también se une a la hembra hasta el nacimiento de los cachorros. Los leones *(Panthera leo)* forman grupos matrifocales acompañados de uno o dos machos; véase la descripción en otra parte de este capítulo.	Eaton (1969, 1970), Schaller (1970, 1972), Eisenberg y Lockhart (1972), Bertram (1973), Eloff (1973), Ewer (1973), Kleiman y Eisenberg (1973), Muckenhirn y Eisenberg (1973)

ficativa. Leones, tigres y lobos son citados usualmente por los ecólogos como los carnívoros máximos, con el fin de ilustrar esta categoría. Presentan los resultados de un experimento evolutivo significativo. Sus adaptaciones sociales están casi con toda certeza determinadas primaria o exclusivamente por la caza de las presas, por lo que pueden contrastarse provechosamente con las adaptaciones de roedores, antílopes y otros herbívoros, cuyos sistemas sociales representan en cierta medida mecanismos para eludir a los mismos depredadores.

Las especies que se describen en los próximos párrafos, representan los paradigmas mejor estudiados de la mayoría de grados sociales de los carnívoros. Debido a que muchas de estas especies también constituyen piezas de «caza mayor» y populares animales de zoológico, el interés en ellas ha sido más intenso y los estudios de campo se han llevado a cabo con un cuidado superior a lo normal. En consecuencia, los zoólogos se hallan en mejor posición para considerar las bases ecológicas de su evolución social.

EL OSO NEGRO O BARIBAL
(Ursus americanus)

Los osos se han considerado como solitarios durante mucho tiempo. En un admirable estudio de campo realizado al norte de Minnesota, L. L. Rogers (1974) demostró que, a pesar de ser esto aproximadamente cierto en el caso del baribal, las relaciones individuales son mucho más íntimas y prolongadas de lo que se había sospechado. En resumen, las hembras dependen de la ocupación exclusiva de los territorios de alimentación para aparearse, y en este sentido son solitarias. Pero también permiten que su descendencia femenina comparta subdivisiones de los territorios, y hacen donación de sus derechos a estas descendientes cuando se marchan o mueren. Para descubrir estos hechos, Rogers atrapó y marcó a 94 individuos durante un período de cuatro años. Con la ayuda de la radiotelemetría, fue capaz de trazar las vidas de 7 oseznas, desde el nacimiento hasta la madurez.

Durante la época de celo, desde mediados de mayo hasta finales de julio, las hembras adultas defienden territorios exclusivos, que en Minnesota miden 15 km^2 por término medio, pudiendo tener una extensión desde 10 hasta 25. Esta parece ser la clara cuestión determinante de que la reproducción se haga difícil. Dos hembras poseedoras de territorios de sólo 7 km^2, no tuvieron descendencia, mientras que una tercera dejó el área después de alumbrar a un solo osezno. A medida que se aproximaba el final del invierno, la agresión contra los intrusos disminuía, a pesar de lo cual la mayoría de las hembras permanecieron en sus territorios.

Nueve familias controladas por Rogers se escindieron durante las primeras tres semanas de junio, cuando los oseznos contaban con 16 ó 17 meses. Todas las hembras añales permanecieron en el territorio de la madre, utilizando una subdivisión propia durante un período de al menos dos años. En uno de los casos, cuatro hembras jóvenes estuvieron viviendo cerca de las hembras mayores que probablemente eran hermanas de alumbramientos anteriores. Las distribuciones tanto de la madre como las hembras jóvenes, tendían a permanecer separadas, a pesar de que todo el conjunto representara el territorio original de apareamiento de la madre. Cuando una madre osa moría, una de sus hijas tomaba posesión de un sector de 15 km^2. Daba a luz al siguiente invierno y criaba a su prole en el área heredada. En otro de los casos, una hembra de tres años llegó a ser la ocupante exclusiva de la porción oriental del territorio de la madre, cuando esta última se desplazó hacia el oeste 2,4 km. Su hermana, que adquirió la porción oriental menor, creció más lentamente y no consiguió tener descendencia. La madre realizó el cambio en primer lugar, para ocupar el territorio de una vecina muerta. Su presencia causó que una hija de tres años vecina se desplazara hacia la mitad occidental del territorio original de la osa muerta. La hija desplazada compartió esta porción con una hembra de cinco años, que probablemente sería una hermana procedente de un alumbramiento previo. Fue dominada por la osa más antigua y no se reprodujo al siguiente invierno.

Los baribales machos no toman parte en el sistema de herencia. Se dispersan a partir de los territorios maternos como subadultos. Durante la época de celo, los machos completamente maduros entran en los territorios de las hembras y se desplazan entre sí mediante interacciones agresivas, sobre todo cuando se encuentran en la inmediata vecindad de las hembras. Más tarde, a medida que descienden sus niveles de testosterona, dejan a las hembras y se reúnen en pacíficas agregaciones allí donde hallen las reservas de alimentos más ricas. A finales del otoño, regresan a los territorios de las hembras para habitar en las cavernas.

EL COATÍ
(Nasua narica)

Los coatíes parecen mapaches, con hocicos ahusados y colas móviles y expresivas. Son los más sociables de los Procyonidae americanos. El término «coatimundi» se usa a menudo para referirse a uno de estos animales, pero técnicamente se supone referido a un coatí solitario, que los zoólogos han demostrado que se trata, casi de forma invariable, de un macho. *Nasua narica* es la especie del género que vive más hacia el norte, distribuyéndose desde Arizona hasta Panamá. Su ecología y su comportamiento social fueron investigados en la isla de Barro Colorado por Kaufmann (1962), mientras que Smythe (1970a) proporcionó información adicional sobre la misma población.

A pesar de que el coatí y el baribal representen líneas independientemente evolucionadas, la sociobiología del primero puede ser considerada de forma conveniente como un paso más allá que la del segundo. En esencia, sólo difieren en que numerosos grupos materno-filiales se reúnen según bandas estables. Las áreas de actividad de las bandas estables se

solapan ampliamente, pero las áreas internas son ocupadas en exclusiva. Las seis bandas de Kaufmann, en cuanto a número total de miembros, oscilaron de 4 a 13, siendo de 1 a 4 las hembras que formaban el núcleo. También se observaron en el área estudiada una hembra adulta solitaria, y algo más de doce machos adultos igualmente solitarios. A pesar de que la composición de las bandas permaneciera casi constante a lo largo de períodos de tiempo prolongados, frecuentemente se escindían en grupos casuales y temporales, en el transcurso de los viajes diurnos en búsqueda de alimento. Las asociaciones se formaban en base a diversas combinaciones de individuos, por lo que un diagrama de las dispersiones y reagrupamientos podría parecer una cuerda torpemente trenzada. Las combinaciones más estables dentro de las bandas eran las de hembras individuales y sus cachorros. Es probable, pero no está demostrado, que las hembras estén estrechamente relacionadas, quizás a nivel de hermanas y primas primeras. Las bandas indudablemente se multiplican por simple fisión, con una o más hembras que parten hacia la colonización de nuevas áreas internas.

Las relaciones entre los miembros de la banda son relativamente vagas. Hay aseo mutuo, dándose con más frecuencia entre las madres y sus crías, con menos entre otros miembros de edad distinta, siendo por fin menos común entre otros miembros de la misma edad. No existe una clara jerarquía de dominación, a pesar de que los jóvenes tienden a prevalecer sobre todos los demás miembros, excepto sus propias madres. Igual que los «mocosos estropeados» de las sociedades de coatíes, pelean, berrean y juegan con sus hermanos de forma beligerante. A veces atacan a otros coatíes sin otra razón aparente que la de acercarse demasiado mientras los jóvenes están siendo aseados, o mientras están comiendo. Su dominación está basada en el vigoroso apoyo de sus madres, quienes corren en su ayuda en las disputas. La influencia es duradera, pues los más jóvenes son capaces de intimidar a otros coatíes incluso cuando las madres se hallan temporalmente ausentes. En tales ocasiones son ocasionalmente defendidos por otras hembras adultas.

Hay pocas pruebas acerca de cooperación o altruismo en el comportamiento social de los coatíes. Los puntos de alimentación son objeto de encarnizadas luchas. A pesar de que presas reducidas, como ratones y lagartos, son levantadas por la acción combinada de varios individuos, son devoradas por el primer coatí que puede alcanzarlas. Los ganadores mantienen a los demás a raya mediante berridos con el hocico levantado y acometidas agresivas. La riña prosigue hasta que son consumidos todos los jirones de carne. En una ocasión, Kaufmann observó que una madre permitía a uno de sus cachorros compartir un cangrejo de tierra, pero sólo después de haberse comido ella la mayor parte. Cuando un coatí está ocupado excavando la madriguera de un lagarto o el refugio de una tarántula, desafía a cualquiera que se le intente unir. El liderazgo dista mucho de faltar. Los jóvenes tienden a seguir a sus madres, pero toda la tropa se mueve con cualquier miembro que parezca estar fuertemente motivado. Ningún coatí está especializado en las funciones de centinela. Todos los miembros de la tropa se dispersan a la primera señal de peligro, de forma inconexa.

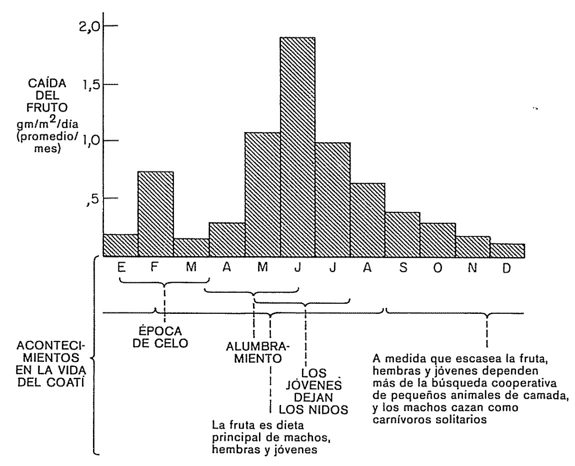


Figura 25-1

Relación entre suministro alimentario y ciclo anual del comportamiento social en el coatí. (Modificación de Smythe, 1970a; los datos sobre el coatí pertenecen a Kaufmann, 1962.)

Durante la mayor parte del año, los machos adultos llevan una vida solitaria. Cuando dos individuos se encuentran en el bosque, intercambian berridos con el hocico en alto, gruñidos y otras ostentaciones agresivas, que en ocasiones conducen a persecuciones y luchas. En la población de Barro Colorado, parece existir una jerarquía de dominación, en el sentido de que las disputas son por lo común breves, y los ganadores pueden pronosticarse. Cuando los machos se encuentran con bandas familiares, también estallan las hostilidades. La mayor parte de las veces son las bandas quienes toman la iniciativa, realizando el macho una retirada sin prisas. Sólo durante la época de celo, a principios de la estación seca (enero-marzo), pueden los machos aproximarse a las familias en paz.

Como puede verse en la figura 25-1, el ciclo reproductor de los coatíes de Barro Colorado está íntimamente vinculado a las disponibilidades de alimento. El apareamiento se produce cuando grandes cantidades de frutos cuelgan de los árboles. En la época en que los jóvenes emergen de los nidos maternos y empiezan a buscar comida con sus bandas, hay tanta cantidad de frutos que buena parte del mismo es dejado pudrir en el suelo. Todos los coatíes, incluyendo a los aún solitarios machos, se convierten principalmente en frugívoros. Hacia fines de la estación húmeda y a medida que la disponibilidad de

frutos disminuye, las bandas de hembras y jóvenes vuelven progresivamente hacia la captura de invertebrados y de pequeños vertebrados en la hojarasca del suelo forestal, mientras que los machos no sólo hacen presa en estos animales, sino también en agutíes, erizos y probablemente otros vertebrados. Las poblaciones masculinas parecen estar limitadas en última instancia por el alimento. En la época que caen los frutos más bajos, extienden su tiempo de búsqueda de alimento en las horas de oscuridad. Pelean más, y las condiciones de su pelaje se deterioran. El significado de esta diferencia sexual no está claro. La repartición ecológica podría originarse a partir de alguna tendencia altruista de los machos hacia el cambio alimentario dirigido a otros recursos disponibles, dejando el máximo de la cosecha para la descendencia. Pero es más probable, o al menos más plausible en referencia a la teoría genética corriente, que la persecución de presas mayores se deba principal o exclusivamente a la selección natural basada en la sobrevivencia individual de los machos. Quizás las acciones concertadas de las bandas recojan las menores presas hasta un nivel inferior al que puedan mantener los adultos que utilizan métodos de búsqueda de alimento en solitario. En consecuencia, los machos usan su tamaño ligeramente superior (son un 10 % más pesados que las hembras) para capturar roedores y otras presas mayores.

EL LEÓN
(Panthera leo)

Para la mentalidad humana zoocéntrica, el león ha disfrutado durante mucho tiempo de un status exaltado: rey de los animales, símbolo del Sol, incluso animal divino. El faraón egipcio Ramsés II llevó consigo leones hacia la batalla, y los reyes, desde Amenhotep II hasta San Luis, los han cazado tradicionalmente por deporte. Pero únicamente durante los últimos diez años, se ha sometido a *Panthera leo* a intensivos estudios zoológicos. Durante tres años, de 1966 a 1969, George Schaller siguió a las familias de leones por los herbazales del Parque del Serengeti, en Tanzania, «región sin fronteras con horizontes tan amplios, que pueden verse nubes entre las patas de un avestruz», donde el calor del mediodía transforma a «las distantes peñas graníticas en visiones de castillos, y a las cebras en raquíticas esculturas de Giacometti». Schaller recorrió 149 000 km mientras mantenían a los leones bajo observación, durante un total de 2900 horas. Subsecuentemente, Brian Bertram siguió a las mismas familias durante cuatro años más, confirmando los resultados de Schaller y adquiriendo nuevas y valiosas consideraciones acerca de las bases ecológicas de su comportamiento social. Pocas poblaciones de animales han sido estudiadas durante tanto tiempo en estado salvaje. Igual que en los baribales de Lynn Rogers, los elefantes de Douglas-Hamilton y los chimpancés de Lawick-Goodall, se había alcanzado un nuevo nivel de resolución, en el que los individuos libres fueron seguidos desde el nacimiento hasta la socialización, parto y muerte, siendo sus idiosincrasias y alianzas personales registradas con detalle clínico.

El interior de una familia de leones es una estrecha hermandad de varias hembras adultas, relacionadas entre sí al menos a nivel de primas, y asociadas durante la mayor parte o todas sus vidas dentro de territorios fijos, que pasan de una generación a la siguiente. En las familias más controladas por Schaller, el número medio de individuos por familia era de 15, con una variación de 4 a 37. El grado de cooperación que mostraban las hembras es uno de los más extremados demostrados en especies de mamíferos, excepto el ser humano. Las leonas a menudo cazan las presas al acecho, desplegándose en guerrilla y abalanzándose sobre ellas de forma simultánea desde distintas direcciones. Sus jóvenes, como los del elefante africano, se mantienen en algo aproximado a un belén: cada hembra lactante prefiere amamantar a sus propios cachorros, pero permitirá que mamen los miembros de otra familia. Un solo cachorro puede ir con tres, cuatro o cinco hembras nodrizas en sucesión, con vistas a obtener una completa alimentación. Los machos adultos, en contraste, viven como parásitos parciales de las hembras. Los machos jóvenes casi invariablemente dejan las familias donde nacieron, errando ya sea en grupos o en solitario. (Una minoría de hembras también se hacen nómadas). Cuando surge la oportunidad, estos machos se unen a una nueva familia, a veces desplazando de forma agresiva a los machos residentes. Las bandas de machos, tanto internas como externas a las familias, están típicamente compuestas por hermanos o al menos por individuos que se han asociado a través de buena parte de sus vidas. Los machos de la familia dejan que las hembras los conduzcan de uno a otro lugar, dependiendo de ellas para cazar y matar a la mayor parte de las presas. Una vez se ha derribado a un animal, los machos se introducen y usan su tamaño superior para hacer a las leonas y cachorros a un lado, y comer hasta saciarse. Sólo después de que hayan terminado podrán tener los demás acceso a la presa (véase la figura 25-2). Los machos también responden más agresivamente hacia los extraños, especialmente los machos que intentan entrometerse en el dominio de la familia. Cuando mayor sea el tamaño de la hermandad, durante mayor tiempo serán capaces los miembros de mantener la posesión de una familia, antes de ser expulsados por los rivales.

¿Cuál es el significado de esta peculiar estructura social en un grupo de mamíferos (félidos), famosos por otra parte por sus hábitos solitarios? Schaller arguye de forma convincente, que las familias evolucionaron primariamente debido a que la caza en grupo constituye un medio superior de atrapar grandes mamíferos herbívoros en terreno abierto. Sus datos muestran que muchos leones cazando al acecho, son generalmente dos veces más efectivos que los solitarios. También son capaces de abatir presas excepcionalmente grandes y peligrosas, como jirafas y búfalos machos adultos, que son virtualmentes inaccesibles para individuos solitarios. Schaller halló además que los cachorros están más protegidos de los leopardos y de los leones machos nómadas, cuando sus madres perte-

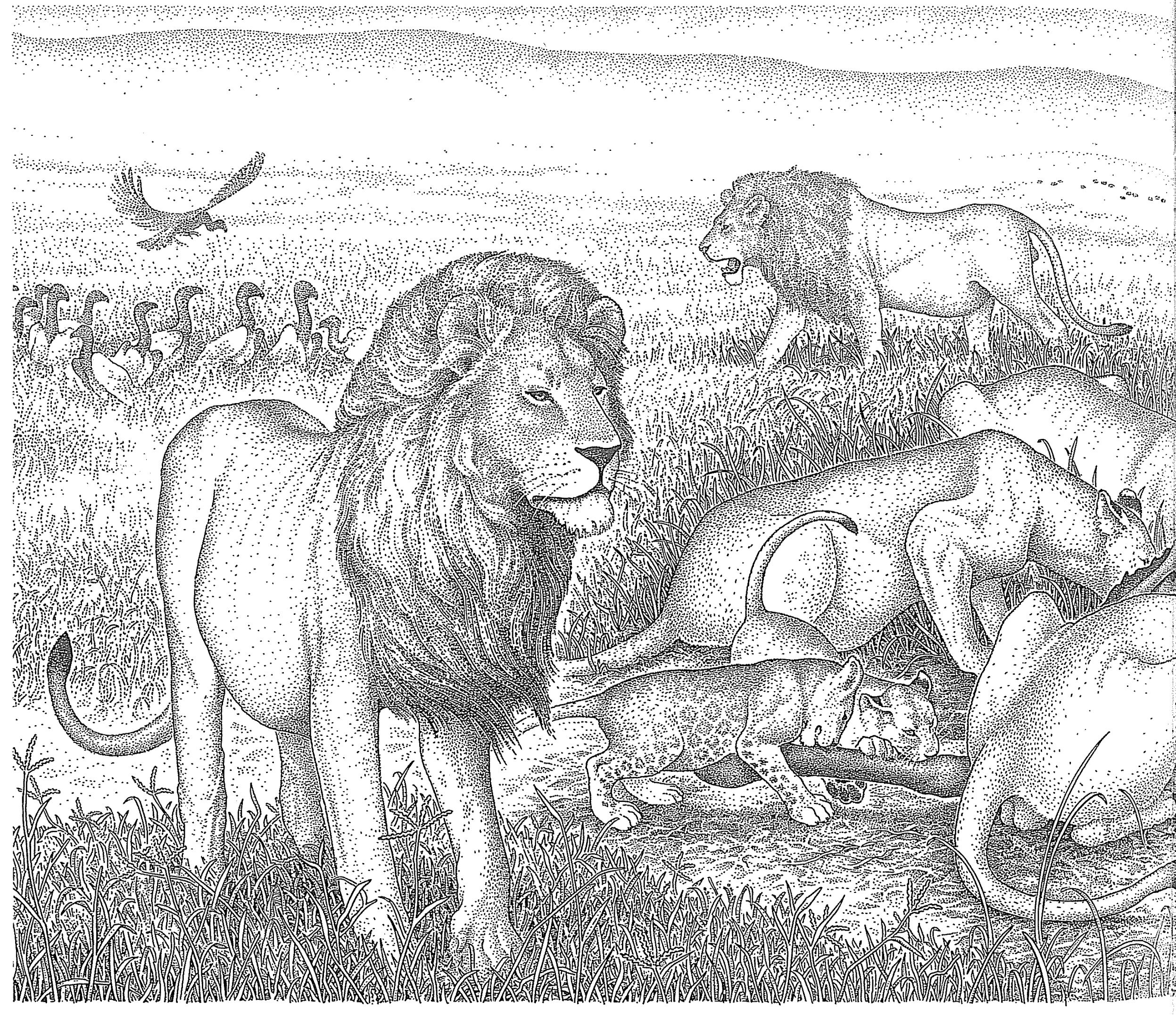


Figura 25-2
En el Parque del Serengeti, una familia de leones devora a un búfalo recién muerto. Los dos machos, que son hermanos, ya han comido hasta hartarse y se alejan, permitiendo que el resto de la familia se aproxime para comer. Este último grupo esta formado por las leonas, dos machos de tres años, un joven de unos 18 meses, y dos cachorros de 5. Al fondo, dos chacales de lomo negro y un grupo de buitres, aguardan la oportunidad de compartir los despojos. También puede observarse una manada de gnús. El macho adulto del fondo muestra una expresión facial relajada, con la boca abierta, mientras que su compañero mira



un objeto no identificado, más allá del observador. Dos de las leonas se gruñen mutuamente, durante uno de los frecuentes intercambios agresivos a bajo nivel que se producen entre los miembros de la familia, en los lugares donde han matado. Uno de los machos jóvenes, temporalmente desplazado durante los empellones, se acurruca detrás de la presa. En la jerarquía de dominación de la familia, los cachorros están al final, y padecen una mortalidad elevada por la desnutrición debida a su incapacidad de quedar satisfechos, antes de que la presa sea consumida. (Dibujo de Sarah Landry; basado en Schaller, 1972, consultado con Brian Bertram.)

cen a un grupo. Por estas razones, las familias tienen más éxito en la crianza que las madres que viven solas.

Existe un disperso orden de dominación entre los leones y leonas, basado por completo en la fuerza. Cada uno de ellos parece conocer el potencial de lucha de los demás. El resultado es una paz tensa, que se rompe únicamente con choques ruidosos y esporádicos, intimidadores pero que de ordinario hacen poco daño. Sin embargo, las peleas reales se dan especialmente como resultado de la disputa de los botines, y los grandes felinos muestran pocas contemplaciones cuando empiezan a dar zarpazos y mordiscos. La mejor estrategia para un miembro de la familia es anticiparse a los ataques y permanecer fuera del camino peligroso. A veces, las leonas son capaces de forzar la retirada de los machos realizando ataques concertados. Ocasionalmente, los leones incluso se matan entre sí. Schaller registró varias peleas entre machos que desembocaron en la muerte. También fue testigo de un caso de asesinato y canibalismo de los cachorros, después de que muriera el macho residente y el territorio fuera invadido por otras familias.

LOBOS Y PERROS (CANIDAE)

Tres especies de cánidos cazan en jaurías: el lobo (con su derivado, el perro doméstico), el licaón o perro salvaje africano y el cuón de Asia. La depredación en masa requiere el más elevado grado de cooperación y coordinación de movimientos, lo que redunda en todos los otros aspectos de la vida social. Las jaurías de caza permiten que animales relativamente pequeños exploten presas grandes y difíciles. Bourlière (1963) y otros zoólogos han notado que los mamíferos depredadores cazan animales de su propio tamaño y menores. Gracias sólo al número, los cánidos que cazan en jauría han sido capaces de romper esta restricción. Su equivalente entre los mamíferos marinos son las ballenas asesinas, que atacan a ballenas mucho mayores en grupos coordinados. Entre los insectos, los análogos socio-ecológicos son las hormigas legionarias, que emplean la búsqueda de alimento en grupo y los asaltos en masa, para vencer a las colonias de otros insectos sociales, incluyendo las de las hormigas. Y de acuerdo con la teoría prevaleciente, el hombre primitivo fue el análogo entre los primates (véase el capítulo 27).

Dos rasgos básicos en el comportamiento de los cánidos parecen haber facilitado la evolución de la caza en jauría en múltiples ocasiones (Kleiman y Eisenberg, 1973). El primero de ellos es la forma única de los vínculos entre la pareja, en la que el macho aprovisiona tanto a la hembra como a sus pequeños, por lo que pueden criarse grandes camadas allí donde haya presas suficientes disponibles. Las jaurías se han formado en las especies más sociables mediante la extensión de este sistema económico, para mantener a los grupos de familias relacionadas juntos. En segundo lugar, los cánidos, a diferencia de la mayoría de felinos y de otros mamíferos carniceros, persiguen a sus presas en terreno abierto, en lugar de confiar en la cautela y las emboscadas. Es más fácil que la caza cooperativa en jauría evolucione a partir de esta estrategia inicial.

El lobo, *Canis lupus*, es el representante norteño de los cazadores en jauría. Antes de haber sido en gran medida exterminados por el hombre, se le podía hallar desde Norteamérica hasta las tierras altas de México, y desde Eurasia hasta Arabia, India y sur de China. Es de tamaño superior a todas las razas de perros domésticos, excepto las más corpulentas. Los adultos pesan de 35 a 45 kilogramos por término medio, y en casos extremos pueden llegar a los 80, siendo los machos ligeramente más pesados que las hembras. En otras palabras, los lobos son tan grandes como los seres humanos adultos pequeños. También ocupan la cúspide de la cadena trófica. Alrededor de un 50 % de sus objetivos alimentarios está formado por mamíferos del tamaño de los castores o mayores. Las presas típicas en Norteamérica incluyen a los castores, ciervos, alces, caribúes, muflón de Las Rocosas, y cerca de las áreas pobladas, ovinos, bovinos, perros y gatos (pero raras veces, si alguna, seres humanos). Las presas menores, desde ratones hasta perdices nivales, dan variedad a la dieta en todas las estaciones, pero indudablemente se hacen más importantes en tiempos de carestía. Cuando las jaurías descubren a un animal, se acercan furtivamente y lo persiguen como una unidad coordinada. Las presas pequeñas pueden ser aseguradas y mutiladas con los caninos de un solo lobo. Las presas mayores deben ser literalmente rasgadas mediante empujes y mordiscos por parte de la jauría. A veces fracasan incluso los esfuerzos del grupo. Las presas más veloces, como el ciervo y el muflón de Las Rocosas, a menudo dejan atrás a los lobos, mientras que un alce adulto puede defenderse de una gran jauría si le hace frente. De los 131 alces detectados por los lobos en la Isla Royale, según observaciones de David Mech, únicamente 6 fueron por fin muertos y devorados. La mayoría de los restantes escaparon antes de que la jauría se aproximara, mientras que los demás permanecieron acosados hasta que la jauría abandonó o simplemente dejaron atrás a los lobos en una persecución directa (véase la figura 25-3). La literatura contiene muchos relatos de cacerías con éxito, que sólo se hicieron posibles gracias a una acción concertada. Usualmente la presa fue o arrinconada o incluso levantada de posiciones inexpugnables, mediante ataques desde diversas direcciones. Al menos tres observadores, Murie (1944), Crisler (1956) y Kelsall (1968), han presenciado cómo los lobos dirigían a un caribú hacia otros miembros de la jauría que estaban a la espera. Kelsall vio a una jauría de cinco lobos que esperaban en silencio, mientras una banda menor de caribúes se movía en una pequeña zona de abetos bajos. Cuando los caribúes se perdieron de vista, un lobo adulto caminó cuesta arriba desde los abetos y se ocultó directamente en el camino seguido por el caribú. Los otros cuatro lobos rodearon simultáneamente los abetos, se esparcieron cuesta abajo e iniciaron una furtiva persecución hacia él. El acierto fue, evidentemente, mover al caribú hacia el lobo que estaba esperando cuesta arriba.

El gran tamaño y los especializados hábitos depredadores



Figura 25-3
Jauría de lobos rodeando a un alce en la isla Royale del lago Superior. Defendiendo su terreno, el alce mantiene a raya con éxito a los lobos durante cinco minutos, después de lo cual abandonaron. (De Mech, 1970.)

de los lobos dictan su existencia en bajas densidades de población, ocupando áreas de actividad relativamente inmensa. En Isla Royale, Michigan, y en el Parque de Algonquin, Ontario, se han contado hasta 40 lobos por cien kilómetros cuadrados, pero lo más común en Canadá y Alaska son de 4 a 10 lobos. Debido a que la mayoría de jaurías contienen entre 5 y 15 miembros (el récord es de 36 en la parte centro-meridional de Alaska), es razonable suponer que el área de actividad de una jauría sea del orden de los 1000 kilómetros cuadrados. Los cálculos actuales en condiciones naturales oscilan desde aproximadamente 100, hasta 10 000 kilómetros cuadrados, ocupando la mayoría entre 300 y 1000 (véase a Mech, 1970; tabla 18, página 165). Los lobos se mueven sin cesar por sus dominios buscando presas. Comúnmente permanecen en las proximidades de las presas muertas durante un período de varios días, para descansar y comer antes de marcharse de nuevo. A pesar de que ciertas pistas sean seguidas repetidamente durante fragmentos de sus viajes, la forma general de movimiento tiene una cualidad aleatoria, no siguiéndose ningún circuito grande. Desplazándose al trote estable e infatigable de un corredor de maratón, los lobos pueden recorrer más de 100 kilómetros en 24 horas. Al ser cazadas por el hombre a través de la nieve dura de Finlandia, las jaurías han cubierto hasta 200 kilómetros en un día (Pulliainen, 1965). Los trabajos de Durwood L. Allen, David Mech y sus asociados, en la Isla Royale, han revelado que las jaurías son territoriales, pero la forma del territorio es usualmente espacio-temporal, y las áreas de actividad se solapan considerablemente. Parece como si una jauría evitara la utilización de un área por la que otra jauría hubiera viajado pocas horas o días antes. Sin duda alguna, el olor de la orina es un signo importante empleado por los lobos, aunque el sonido de los aullidos también podría causar una separación aún mayor. A veces, las jaurías se encuentran y luchan. Wolfe y Allen (1973) registraron un encuentro entre la mayor jauría de la Isla Royale, y otra de 4, durante el cual murió 1 de estos 4. En ciertos momentos, la jauría mayor imponía una dominación territorial sobre la menor, pero también había períodos de paz durante los cuales las áreas de actualidad se solapaban ampliamente.

Los detalles del comportamiento social han sido revisados por Mech (1970), uno de los principales observadores de jaurías en libertad, y por Fox (1971), quien ha estudiado el proceso de socialización en animales cautivos. La obra de Mech es la más detallada, y presenta la ventaja adicional de estar comparada con el conocimiento corriente de la ecología de la especie. Una nueva jauría se forma cuando una pareja abandona el grupo parental para producir su propia descendencia. A medida que la familia crece, se forman órdenes lineales de dominancia separados entre machos y hembras, respectivamente, ocupando la pareja fundadora la posición alfa, al menos durante cierto tiempo. La dominación se expresa en la prioridad en el acceso al alimento, a lugares de descenso favorecidos y a parejas. Sin embargo, no es absoluto. Existe una «zona de propiedad» alrededor de medio metro de la boca del lobo, y el alimento de esta zona no es disputado por los animales de rango superior. El rango empieza a establecerse pronto, cuando lo lobeznos empiezan a simular peleas. Se refuerza en la madurez mediante repetidos intercambios de ostentaciones de hostilidad y sumisión. Las peleas por lo común finalizan pronto, debido a la sumisión de uno de los contendientes, pero ocasionalmente, sobre todo durante la época de celo, todas las batallas ocasionan serias lesiones. Se han observado pandillas de lobos atacando en pelotón a individuos, durante estas disputas. El macho alfa es el constante centro de atención y en todos los sentidos, el dueño y señor de la jauría. En la mayoría de casos es el conductor, y el primero en reaccionar con más fiereza contra los intrusos. Los otros miembros normalmente muestran deferencia hacia él durante la ceremonia de salutación, durante la cual uno de ellos lame, huele y mordisquea tiernamente la boca de otro. La ceremonia parece ser una versión ritualizada de los movimientos de solicitación de alimento por parte de los lobeznos. Aunque se ejecute más comúnmente después de una separación, en muchas ocasiones se dirige de forma espontánea hacia el macho alfa. A veces, todo el grupo se agolpa alrededor del líder en este acto de amistosa obediencia.

El macho alfa tiene superior acceso a las hembras en estro, pero este privilegio no es absoluto (Woolpy, 1968). El líder y otros machos dominantes, muestran preferencias por determinadas hembras. Las hembras, a su vez, eligen entre los machos, indicando que están dispuestas a aparearse quedándose quietas y moviendo sus colas hacia un lado.

Como Schenkel (1947, 1967) demostrara por primera vez, los lobos emplean un rico repertorio de expresiones faciales, posiciones de la cola y posturas corporales, para dar a entender las intenciones hostiles y los caracteres del rango. La presentación de la región yugular fue interpretada por Lorenz en *King Solomon's Ring* (1952), como una señal de sumisión, pero esto parece constituir en la actualidad un error. Lorenz dijo: «Cada segundo se espera la violencia, aguardando pasmado a que los colmillos del vencedor seccionen la yugular del vencido. Pero los temores son infundados, pues tal cosa no llega a suceder. En esta particular situación, el ganador definitivamente no cerrará sus mandíbulas sobre su menos afortunado rival. Puede verse que le gustaría, pero no puede». De acuerdo con Schenkel (1967), lo correcto es lo inverso. El animal dominante expone su garganta al subordinado, quien evidentemente no se atreverá a hacer uso de esta ventaja. Las primeras observaciones pudieran simplemente haber confundido los papeles de ambos animales, a pesar de que la cuestión aún esté lejos de resolverse.

El repertorio visual se ve suplementado por una gama comparable de ladridos, aullidos y otras vocalizaciones. A pesar de que las feromonas de los lobos se hayan estudiado poco, parecen producirse en cinco puntos de la región anal: glándulas genitales, glándulas precaudales, glándulas anales, orina y heces. Los olores parecen usarse en el marcado de los territorios, comunicación de qué alimentos han sido recientemente tomados (mediante el proceso de «husmear» los labios de otro animal

con la nariz), y en la identificación del estado del ciclo del estro en las hembras. También se usan para aumentar la comunicación en las interacciones de dominación. Un animal de rango elevado husmea primero el área anal del de rango inferior, presentando luego su propio trasero para la inspección.

Las pruebas actuales son anonadantes en el sentido de que el perro doméstico se originó por completo a partir del lobo, sin haber recibido infusiones detectables de genes procedentes de chacales, coyotes u otras especies de *Canis*. De hecho, *Canis familiaris*, el perro doméstico, no puede realmente separarse como especie biológica válida del ancestral *Canis lupus*. Posiblemente, el único rasgo universal de diagnóstico para el perro doméstico, sea la cola falciforme o erizada, que se presenta en todas las razas y se puede distinguir con facilidad de la cola caída de los lobos y de otros perros salvajes. La naturaleza intensamente social de los lobos, su afán por expresar sumisión mediante el arrastramiento y las lamederas rituales, su presteza en seguir el liderazgo de un animal dominante y su hábito de cazar en jauría, los preadaptaron para llegar a convertirse en compañeros simbióticos del hombre. La datación arqueológica de los restos por el método del carbono, indica que tal suceso podría haberse producido unos 12 000 años atrás, cuando poblaciones de cazadores-recolectores se estaban extendiendo por detrás de los hielos en retirada de la última glaciación continental. ¿Cómo pudieron los lobeznos, que eran lo bastante jóvenes como para hacerse sociables y necesitando aún leche, haberse incorporado a la sociedad humana? J. P. Scott (1968) ofreció la siguiente hipótesis, ingeniosa y totalmente plausible:

> Lobos carroñeros podrían haber merodeado por los campos de caza, buscando desperdicios e intentando robar las reservas cárnicas almacenadas. Los cazadores pudieran haber dado muerte ocasionalmente a los lobos, y haber sacado a los lobeznos de sus madrigueras. Algunos de ellos podrían haber sido llevados vivos a casa y haber escapado de la sopera, al atraer la atención de una mujer que hubiera perdido a su bebé, sufriendo las incomodidades de una persistente lactancia. Este lobezno podría muy bien haber sido criado con el pecho de una madre humana durante algunas semanas, después de lo cual podría subsistir con despojos y sobras de alimentos cocinados. En épocas de grandes reservas de carne, se le habría permitido campar por sus respetos. El lobezno adoptado se habría unido con rapidez a los seres humanos, como lo hacen los lobeznos actuales, si se toman en el momento apropiado, y habría sido amigable y juguetón con las criaturas. Hacia los tres meses de edad habría sido en gran medida autónomo, sustentándose con sobras de comida, y llegando a ser un miembro del grupo humano. Y a no ser que el comportamiento humano haya cambiado marcadamente, la madre nodriza se habría sentido muy unida a él.

El comportamiento social tan bien marcado en el lobo, es llevado todavía más lejos por el perro salvaje africano *Lycaon pictus*, apropiadamente denominado por Hediger «la superbestia de presa». La especie es una de las más escasas, pero también una de las de más amplia distribución en cuanto a mamíferos africanos. Se da en la mayoría de hábitats que no sean las zonas extremadamente desérticas y los frondosos bosques. Una jauría de cinco individuos ha sido vista en la cumbre del Kilimanjaro (5895 m), lo que evidentemente constituye una altura récord para los mamíferos en general. Uno de los carnívoros más estrictos, el perro salvaje caza, por lo común, presas de aproximadamente su mismo tamaño, como gacelas de Grant y Thomson, impalas y terneros de gnú. Pero también ataca y devora animales mucho mayores, incluyendo a gnús y cebras adultas. Las cacerías son casi siempre dirigidas por un apretado grupo. Las acciones duran, por término medio, sólo 30 minutos y terminan en general de forma exitosa, proporcionando escenas de ferocidad sin parangón alguno. El jefe de la jauría selecciona al objetivo mientras aún se halla lejos y conduce a los demás hacia él en un sprint determinado. Las gacelas huyen cuando los licaones se aproximan a 200 ó 300 m. Los depredadores confían en una combinación de velocidad, resistencia y número, para capturar incluso a los animales más veloces. Corriendo a una velocidad de 55 kilómetros por hora, y por momentos, a 65, los perros llevan a cabo la mayoría de las luchas en los primeros 3 kilómetros. Ocasionalmente mantienen un paso de 50 kilómetros por hora durante 5 o más kilómetros. Como en un principio se pensaba, no corren por relevos. Uno de los perros, usualmente miembro del «cuadro de oficiales» directores, mantiene la cabecera, mientras que los otros permanecen detrás de él durante un kilómetro o más. Las ventajas de la persecución en grupo son dobles. Algunas presas corren en amplios círculos o en zigzag, intentando liberarse de los perseguidores que les están pisando los talones. Otros miembros de la jauría que corren detrás, son capaces de cortar la curva y reducir distancia. Una vez apresado el animal, todos los miembros de la jauría entran de rondón para inmovilizarlo, despedazándolo con rapidez tirando en todas direcciones. Las gacelas pueden ser muertas y devoradas 10 minutos después de la captura. Un macho de cebra o de gnú podría requerir más de una hora, pero sigue siendo notable que una criatura del tamaño de un pastor alemán pueda obtener presas de semejante tamaño.

Nuestros conocimientos sobre el comportamiento social del perro salvaje africano son muy recientes, iniciándose en los estudios de campo del Parque Nacional del Serengeti por Kühme (1965), Estes y Goddard (1967), y Hugo van Lawick (1974, y en H. y J. van Lawick-Goodall, 1971). Durante cientos de horas de observación, estos zoólogos hallaron un grado de cooperación y altruismo que desafiaba a los de cualquier otra especie, excepto elefantes y chimpancés. Tan pronto como la jauría ha comido a rebosar, vuelve hacia las guaridas para regurgitar alimento a sus cachorros, a sus madres y a cualesquiera otros adultos que se hayan quedado atrás (véase la figura 25-4). Incluso cuando la presa no es lo bastante grande como para saciarlos a todos, los cazadores aún comparten su botín. Una vez muerta la presa, los jóvenes tienen preponderancia sobre los adultos, lo que significa una completa inversión del proceder en los leones y lobos. El comportamiento comunal se desarrolla hasta tal grado, que cuando una camada

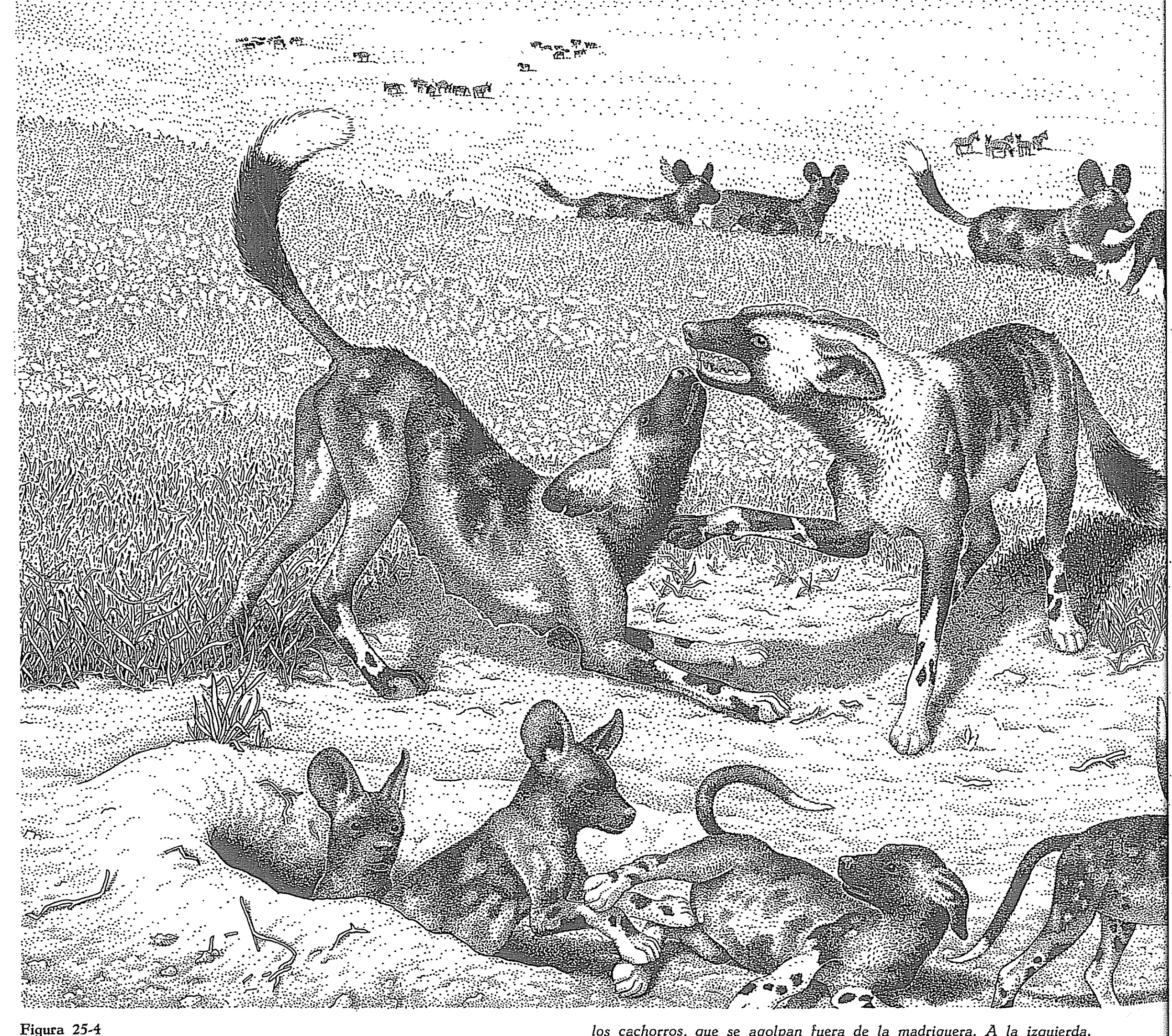
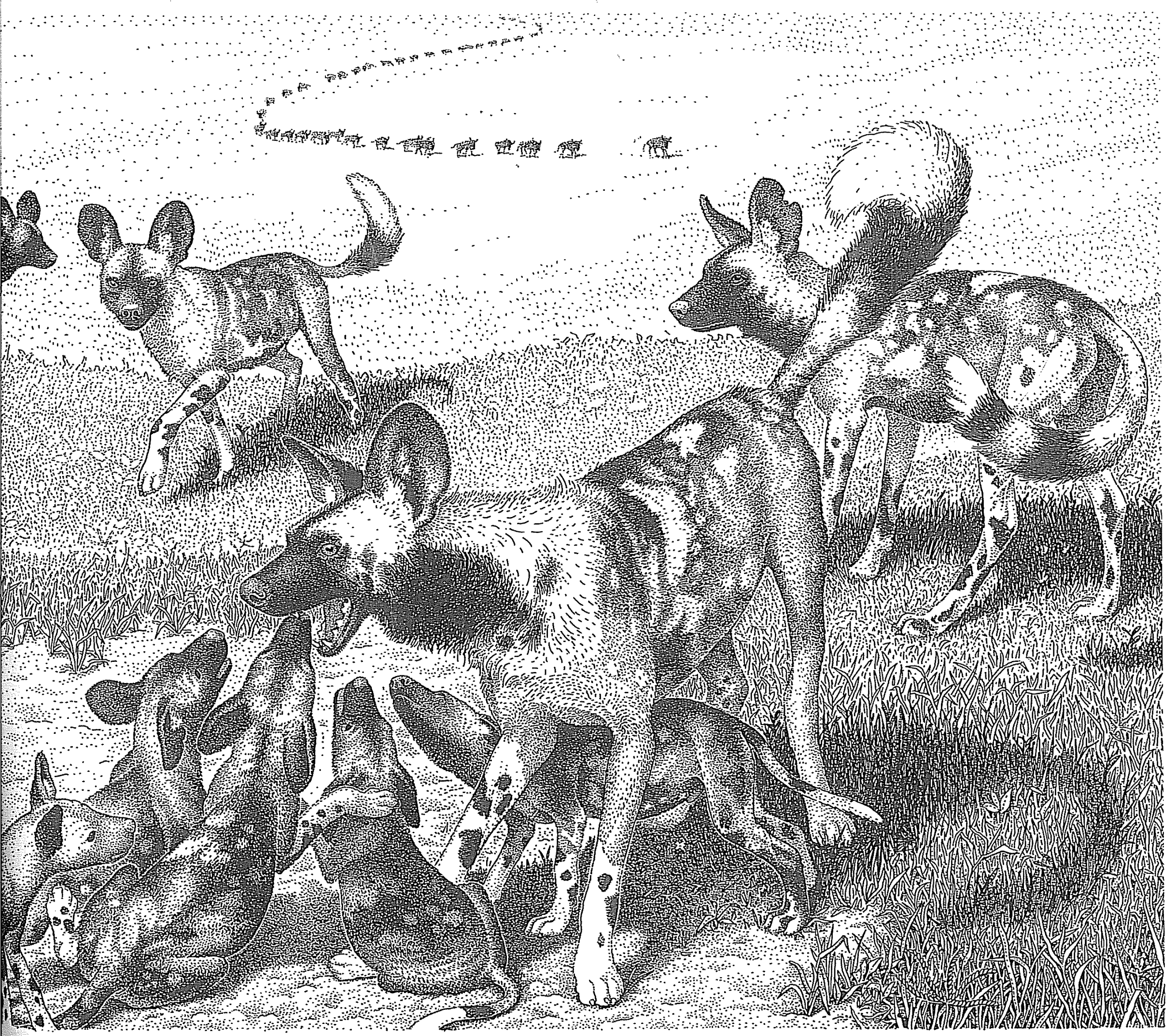


Figura 25-4

Las «superbestias de presa» y cánidos más altamente sociales: una jauría de perros salvajes en las llanuras del Serengeti, en Tanzania. La mayoría de adultos regresan de una cacería con éxito. En primer plano, un adulto se prepara para regurgitar parte de la carne fresca para los cachorros, que se agolpan fuera de la madriguera. A la izquierda, la madre ejecuta la ceremonia de salutación para el macho dominante. En un momento, ella también será alimentada por regurgitación. A lo lejos puede verse una manada de cebras y gnús, que son los animales mayores atacados por los perros. La descendencia excepcionalmente



numerosa es otro rasgo de esta especie. Sólo una o dos hembras tienen descendencia en un año determinado, y los adultos restantes participan plenamente en el cuidado y educación de los jóvenes animales. El altruismo y cooperación excepcionales de la especie, están asociados con el hábito de cazar en jaurías, técnica que aumenta la eficacia en la captura de las presas, durante las persecuciones diurnas, y hace posible el dar muerte a animales mucho mayores que los perros individuales. (Dibujo de Sarah Landry; basado en Estes y Goddard, 1967, y Hugo van Lawick-Goodall en van Lawick-Goodall y van Lawick-Goodall, 1971, consultado con Richard D. Estes.)

de nueve cachorros se quedó sin padres a la edad de cinco semanas, fueron criados por los ocho miembros restantes de la jauría, todos los cuales resultaron ser machos.

A pesar del salvajismo mostrado en las cacerías, los licaones mantienen unas relaciones igualitarias y relajadas entre sí. No se observan distancias individuales, y los miembros de la jauría a veces yacen apilados para mantener el calor. Las hembras compiten en la alimentación de los cachorros, a pesar de que la madre retenga sus derechos primarios normalmente. Existen órdenes de dominación separados entre los machos y hembras, pero son de expresión tan sutil, que a menudo pasan desapercibidos por los observadores humanos. Las amenazas son especialmente difíciles de reconocer. En lugar de gruñir y erizarse como los lobos, los perros salvajes asumen una postura parecida a la de la caza al acecho. Se baja la cabeza hasta el nivel de los hombros o más abajo, la cola cuelga inmóvil y el perro, o permanece rígidamente en pie mientras se enfrenta a sus oponentes, o bien camina con firmeza hacia ellos. La sumisión, en contraste, constituye una elaborada y conspicua representación.

Se escalona insensiblemente hacia la ceremonia de salutación, mediante la cual los animales vuelven a establecer contacto y en otras ocasiones inician las persecuciones en jauría. En situaciones potencialmente tensas, en especial después de dar muerte a la presa, los perros parecen competir entre sí en la ejecución de ostentaciones de sumisión. Sus labios descienden en una mueca parecida a un rictus, mientras que la parte trasera del cuerpo desciende, y la cola se alza por encima del lomo. Los animales van de un lado a otro de forma excitada, mientras cada uno intenta amadrigarse entre los demás. Hay un esfuerzo, empleando una frase de Estes, por ser una víctima en lugar de un vencedor. Cuando el comportamiento de solicitación ritualizado en forma de lameduras faciales y husmeo de la boca es incorporado, la representación se convierte en una ceremonia de salutación plenamente desarrollada.

Cuando prevalecen los gestos de obediencia, no hay duda que los significados de la agresión y de la dominación en las sociedades de perros salvajes siguen sin estar claras. La incertidumbre es mayor en cuanto a las relaciones entre hembras. En un caso observado por Hugo van Lawick (en H. y J. van Lawick-Goodall, 1971), existía un orden lineal entre cuatro hembras. La madre corriente estaba al final de la clasificación, y era a menudo hostigada por las demás, quienes parecían estar motivadas por un intenso interés en los cachorros. Esta relación es complicada, pero puede arrojar luz sobre un posible y siniestro significado de un descubrimiento posterior de van Lawick (1974), sobre una abierta hostilidad e infanticidio entre dos hembras que habían dado a luz al mismo tiempo. Cuando «Angel» quedó preñada al mismo tiempo que «Havoc» estaba criando a una camada, fue persistentemente expulsada por esta hembra más dominante. Después de que los cachorros de «Angel» nacieran, fueron sistemáticamente atrapados y asesinados por «Havoc», hasta quedar uno solo. El sobreviviente, «Solo», fue finalmente adoptado por «Havoc», permitiéndosele jugar con sus propios cachorros, pero en un papel subordinado, siendo el objeto de frecuentes agresiones. Después de eso, «Havoc» impidió que «Angel» se aproximara a «Solo».

Está surgiendo ahora una intrigante visión en cuanto a la reproducción de los perros salvajes. En un año determinado, sólo una o dos de las hembras tuvieron descendencia. El parto, o al menos el éxito de llevar a una camada hasta el destete, puede depender de la posición de la hembra en la jerarquía de dominación. Pero sea éste o no el caso, es indiscutiblemente cierto que toda la jauría se hace cargo de una sola, o como máximo de dos camadas en un momento dado. Son relativamente muy numerosas, con un promedio de 10 cachorros en estado salvaje, pudiendo llegar hasta los 16. La mayoría de las veces se da a luz en la estación lluviosa, cuando también lo hacen muchos herbívoros. El significado de este rasgo puede ser inferido, creo yo, comparando los perros salvajes con las hormigas legionarias. Ambos son carnívoros extremados que utilizan las correrías en masa para conquistar presas demasiado grandes para depredadores solos. Probablemente y como última consecuencia de esta especialización, tanto los perros como las hormigas son nómadas, cambiando de lugar de una forma casi cotidiana. No hacerlo así significaría la reducción del suministro alimentario dentro de una espectacular gama del área nuclear, por debajo del nivel de mantenimiento. Las hormigas sociales son notables entre los insectos sociales, por el elevado grado de sincronización en el desarrollo de su descendencia, que sólo es posible gracias a extraordinarios estallidos de oviposición durante cortos períodos de tiempo, y a intervalos regularmente espaciados. Estos insectos sólo son nómadas cuando la prole se halla en la fase larvaria. Así pues, la sincronización en el desarrollo de la descendencia significa que la colonia puede permanecer a salvo en un lugar bien atrincherado, durante largos períodos de tiempo, cuando todos los jóvenes se hallan en el huevo y en la fase de pupa. Los perros salvajes también se benefician de la sincronización, pero de una forma distinta. Cuando una camada es dada a luz, la jauría se confina en un lugar determinado hasta que los cachorros son lo bastante grandes y fuertes como para acompañarla en sus marchas nómadas. Si cada hembra tuviera una camada del tamaño normal en los cánidos, e independientemente de las otras, la jauría se vería forzada a invertir mucho más tiempo en un lugar. De todas formas, puede sugerirse razonablemente que las grandes camadas por parte de una sola hembra tienen su razón de ser en la sincronización del desarrollo, lo que permite a la jauría una existencia nómada durante un máximo número de días al año.

A pesar de que los perros salvajes sean nómadas, parece que permanecen en áreas definidas muy grandes. La jauría controlada por Kühme permaneció en un área de 50 km² durante febrero, cuando la caza era más densa, pero en mayo, cuando ésta escaseó, los perros cubrieron de 150 a 200 km en largas marchas. Otras observaciones sugieren que a través de un período de años, la distribución total cubierta por una sola jauría puede extenderse a miles de kilómetros cuadrados.

En ocasiones poco frecuentes, cuando se encuentran las jaurías, sus interacciones varían en gran medida. Una veces reaccionan de forma aparentemente amistosa, pero con la misma frecuencia se evitan entre sí o uno de los grupos persigue al otro. El marcado con orina, tan característico de otros cánidos, está débilmente desarrollado en el perro salvaje. Las hembras dominantes marcan en gran cantidad el área de la guarida, y en dos ocasiones, van Lawick observó a una pequeña jauría intrusa perseguida desde las vecindades del cubil. Es posible pues que el comportamiento territorial en sentido estricto, se limite a un lugar determinado durante los dos meses de cada año en que se están criando los cachorros. También podría ser cierto que las jaurías se repelan entre sí de formas demasiado sutiles para ser detectadas.

Capítulo 26

Los primates no humanos

Las especies vivientes de primates pueden ser provechosamente consideradas como un tipo de *scala naturae*, que avanza desde las proximidades de la base filogenética de los mamíferos placentarios, paso a paso a través de una creciente especialización anatómica, complejidad del comportamiento y organización social. Abarca la siguiente secuencia taxonómica: tupaias, tarseros, lemuroides, monos del Nuevo Mundo, monos del Viejo Mundo, simios antropoides, y finalmente, el hombre. Como T. H. Huxley dijera en 1876, «Quizás ningún otro orden de mamíferos presente series tan extraordinarias de gradaciones como este que nos lleva insensiblemente desde la cumbre de la creación animal hacia las criaturas de las que no existe sino un paso, según parece, hasta los mamíferos placentarios menores y menos inteligentes». En términos modernos, la *scala* debe interpretarse como una serie de grados evolutivos que dividen a un ramificado árbol filogenético, y no como pasos literales que van desde los antepasados hasta los descendientes entre las formas vivientes (véase a Hill, 1972). Pero la definición precisa de los grados sigue siendo uno de los problemas clave en los estudios corrientes de los primates sociales, dedicándoseles aquí una especial atención.

LOS RASGOS SOCIALES DISTINTIVOS DE LOS PRIMATES

Consideremos primero las cualidades biológicas fundamentales que han contribuido a la notable evolución social de los primates. En 1932 Solly Zuckerman propuso en *The Social Life of Monkeys and Apes*, que la fuerza de unión en la sociabilidad de los primates era la atracción sexual. Llegó a esta conclusión observando un grupo recién formado de papiones hamadrías, en el Jardín Zoológico de Londres. Los machos peleaban por la posesión de las hembras, mientras se dedicaban a una intensa actividad sexual. Pero el rasgo realmente único que Zuckerman creyó ver, fue la ininterrumpida vida sexual de los simios y del hombre en general. Incluso si una especie dada posee una época de celo, afirmó Zuckerman, la variación de la actividad no afecta a la naturaleza sexual de los lazos sociales, «puesto que no hay implicaciones de que los estímulos sexuales que mantienen juntos a los individuos se hallen totalmente ausentes. La disminución estacional de la actividad reproductora de todos los animales de un grupo, no altera sus bases intrínsecamente sexuales, pues la sociedad se mantendría junta en tanto en cuanto sus miembros fueran, en alguna medida, potentes sexualmente». Durante los 25 años siguientes, esta teoría dominó los conceptos en sociobiología de primates. En 1959, Sahlins aún decía que «fue el desarrollo de la capacidad física para aparearse durante buena parte, sino en el transcurso del ciclo menstrual, y en todas las estaciones, lo que impulsó la formación de grupos heterosexuales durante todo el año entre los simios. En el orden de los primates, emerge un nuevo nivel de integración social, el cual rebasa al de otros mamíferos cuyos períodos de apareamiento, y por

tanto sus agrupamientos heterosexuales, son de duración muy limitada y estacionales».

La teoría de Zuckerman es errónea. Demostró ser falsa gracias a los estudios de campo en biología de primates, que empezaron a florecer a fines de la década de 1950, habiéndose acelerado hasta nuestros días. Se ha hallado que los primates poseen distintas épocas de celo, agudamente marcadas incluso en un gran porcentaje de especies con sociedades muy unidas (Lancaster y Lee, 1965; Hill, 1972). Muchos de los finos detalles de la interacción social, han demostrado estar disociados por completo del comportamiento reproductor. Las correlaciones parciales importantes de la socialidad avanzada, incluyen la presencia o ausencia de territorio, la estrategia de defensa contra los depredadores y otros fenómenos no sexuales. Irónicamente, una de las pruebas más persuasivas procede de los últimos estudios de Hans Kummer con papiones hamadrías en libertad, en Etiopía. Kummer halló que los machos subadultos empiezan a reunir hembras incluso antes de que establezcan grupos separados, y mucho antes de que empiece la actividad sexual. Tratan de secuestrar a las crías de menos de seis meses. Eventualmente adoptan a hembras juveniles y usan la amenaza para condicionarlas a que permanezcan en las proximidades. La unidad de un macho se crea así mucho antes de que haya actividad sexual. Kummer cree que el lazo ha evolucionado como una forma transferida de relación materno-filial. Independientemente, N. A. Tikh llegó a la misma conclusión, estudiando papiones hamadrías en mezclas, en la Sukhumi Station del Mar Negro (véase a Bowden, 1966).

La teoría de Zuckerman constituyó la primera —y quizás la última— gran explicación unitaria de la evolución social en los primates. La posterior acumulación de hechos ha revelado un alto grado de idiosincrasia en especies características, lo que conduce a la creencia de que el grado evolutivo alcanzado por una especie dada, está al menos parcialmente determinado por las peculiaridades del inmediato ambiente al que está adaptada. Pueden explicarse así muchas cosas, considerando la evolución de los primates de la misma forma que ha demostrado ser satisfactoria en los estudios sobre los insectos sociales, aves, ungulados, y unos pocos taxones de vertebrados distintos. Pero la cuestión sigue siendo por qué algunas especies de primates han alcanzado unos grados evolutivos superiores a otros grupos de vertebrados. Con toda seguridad, un gran cerebro es factor esencial, pues los animales de mayor interés son los grandes cercopitécidos. Pero lo que no sabemos es hasta qué punto la inteligencia fue una preadaptación que los desvió hacia sociedades complejas, y en qué medida constituyó un mecanismo postadaptativo al servicio de la mejora de la organización social, como respuesta a alguna presión de selección externa.

La preadaptación aún no puede separarse de la postadaptación. Lo mejor que puede hacerse es mantenerlas juntas en una secuencia lógica pero hipotética de causa y efecto, que pueda tenerse en cuenta para los rasgos más distintivos de la vida social en los primates, reconocidos por los especialistas. El esquema de la figura 26-1 postula ciertas cualidades básicas de los primates como fuerzas motrices evolutivas. Siguiendo con el método reseñado en el capítulo 3, las he clasificado según partan de la inercia filogenética, o de una variación adaptativa de principal importancia de los primates a la vida arbórea. Ambas influencias, la inercial y la postadaptativa, estimularon cadenas de otras adaptaciones que juntas, constituyen las cualidades de diagnóstico social en los primates.

Los sistemas básicos de reproducción de los mamíferos y de herencia, son ultraconservativos. Una población de mamíferos en evolución no puede alterar con facilidad el sistema endocrino pituitario-gonadal, sustituir la haplodiploidía por el mecanismo XY de determinación del sexo o dispensar un cuidado materno basado en la lactancia. En consecuencia, los sistemas reproductor y genético son de efectos inerciales. Gracias a ellos se debe que ciertos antiguos rasgos de los mamíferos sigan prevaleciendo entre los primates. Existe una tendencia de los machos hacia la poliginia y la agresión mutua, a pesar de que los vínculos entre la pareja y las asociaciones pacíficas, sean estrategias minoritarias permisibles (Washburn y col., 1968). Allí donde las alianzas sexuales duraderas no son regla, se presentan los más fuertes y duraderos lazos entre la madre y su descendencia, hasta el punto en que el matriarcado puede considerarse como el corazón de la sociedad. Las madres constituyen la principal fuerza socializadora en épocas tempranas de la vida. Al menos en algunas de las especies agresivamente organizadas, ejercen una influencia en la identidad de los semejantes y en el rango social de sus hijos e hijas. Su influencia puede incluso extenderse hacia generaciones posteriores (Kawamura, 1967; Marsden, 1968; Missakian, 1972).

La segunda clase de determinantes últimos del comportamiento social de los primates, consiste en los rasgos postadaptativos básicos, que pueden verse en la parte derecha de la figura 26-1. La gran mayoría de animales arborícolas, desde insectos hasta ardillas, son pequeños y no tienen dificultades para moverse a través de los árboles. Las superficies de los troncos, ramas, e incluso hojas, son lo bastante amplias en proporción a sus cuerpos, para ser atravesadas como si se trataran de extensiones del suelo. Sin embargo, la mayor parte de primates, principalmente los prosimios filogenéticamente más avanzados, así como los simios, son raros al tratarse de *grandes* animales arborícolas. La razón última por la que completaron las categorías de gran tamaño, son desconocidas, pero las consecuencias inmediatas fisiológicas de esta variación adaptativa están claras. Para animales que deben valorar distancias y la resistencia de los soportes con precisión, la vista es el sentido capital. La agudeza visual de los primates se ha visto mejorada por el desplazamiento de los ojos hacia la parte frontal de la cabeza, haciéndose posible la visión estereoscópica y añadiendo la percepción de los colores, cosa que aumenta el poder de discriminación de los objetos entre el variegado follaje. Cartmill (1974) ha sugerido que la tendencia a hacer presa en pequeños insectos hizo estos cambios incluso ventajosos. El sonido ha tomado un significado adicional como único

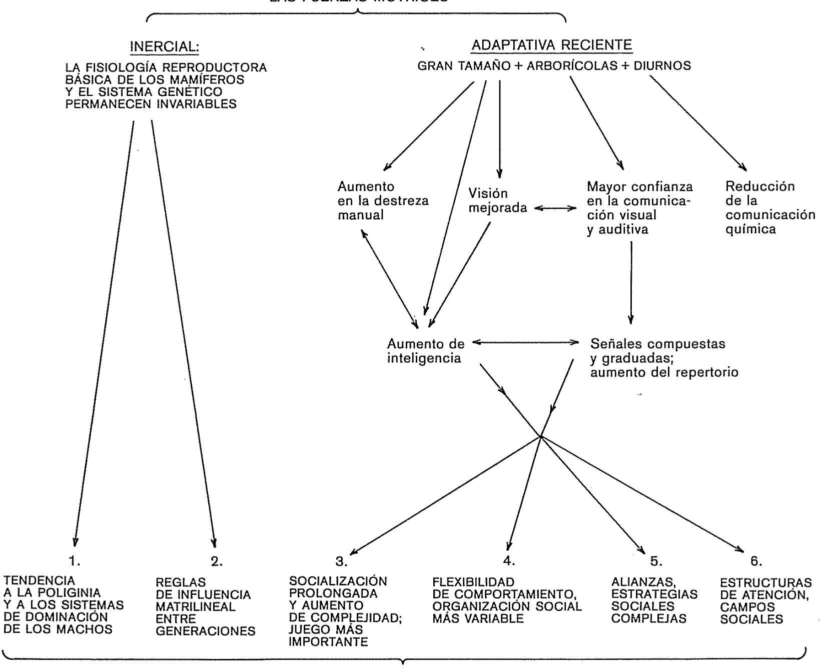


Figura 26-1

Los distintivos rasgos sociales de los primates superiores, pueden considerarse como el resultado de las cualidades conservativas de los mamíferos (fuerzas «inerciales»), y de la adaptación a la vida arborícola. Incluso las líneas filéticas que ahora son terrestres han retenido los avances evolutivos realizados por sus ancestros arborícolas.

medio de detectar a otros animales a través del denso follaje. Al mismo tiempo, el sentido del olfato ha disminuido su importancia. Un gran animal depende menos del seguimiento de los olores en las irregulares corrientes de aire de las zonas boscosas. Se mueve con demasiada rapidez y debe seguir caminos a través de las ramas excesivamente irregulares, como para permitir una exacta orientación a lo largo de los activos espacios olorosos emitidos por otros animales. En consecuencia, los primates han pasado a depender mucho de las señales visuales y auditivas, en sus sistemas de comunicación. La tendencia ha sido llevada mucho más lejos por los monos y simios generalmente mayores del Viejo Mundo, que en los prosimios y monos del Nuevo Mundo.

Como Bernhard Rensch (1956, 1960) ha argüido en diversas ocasiones, el gran tamaño corporal está muy relacionado en los mamíferos, con una superior inteligencia, aparentemente como resultado inevitable de un aumento absoluto en el tamaño del cerebro. Así pues, los primates superiores obtuvieron alguna componente de su inteligencia en el simple proceso de hacerse mayores. Su capacidad mental se vio mejorada aún más por el método de usar las manos y los pies para agarrarse a las ramas durante la locomoción y el descanso. Tanto los monos del Nuevo Mundo como los monos y simios del Viejo Mundo, han ido más lejos en el desarrollo de un «agarre de precisión», que es distinto del más primitivo «agarre de fuerza» (Napier, 1960). En lugar de cerrar meramente la mano alrededor del objeto, ya fuera para sostenerse o comer, ejercieron cierta cantidad de control separado sobre el pulgar y el índice, lo que permitió la cuidadosa manipulación de partículas de comida y el aseo del pelaje. En general, cuanto mayor es el primate, más diestra es la manipulación. Los chimpancés son más hábiles que los macacos y los babuinos, que a su vez son superiores

a los langures y a los gaméchogos de mejillas negras. El hombre representa la culminación de esta tendencia evolutiva.

La inteligencia es requisito previo en las sociedades más complejas al estilo de las de los vertebrados. Las relaciones individuales están personalizadas, finamente graduadas y cambian con rapidez. La precisa expresión del estado de ánimo tiene sus ventajas. Los primates superiores han extendido la tendencia básica de los mamíferos lejos del uso de elementales estímulos por señales, pero hacia la percepción de la gestalt, o sea, hacia la simultánea adición de complejos conjuntos de señales. En cuanto a la visión, por ejemplo, un ave o un pez pueden responder a una sola mancha de color, o a la correcta ejecución de un movimiento con la cabeza —y virtualmente, a nada más—. El mono o el simio consistentemente tiende a actuar sobre la apariencia de todo el cuerpo, la postura y el recuerdo de encuentros previos con el animal al que se enfrenta. También hay una tendencia a utilizar información procedente de más de una modalidad sensorial. A corta distancia, las señales visuales y auditivas son compatibles y pueden mezclarse con indicaciones táctiles, para formar señales compuestas que proporcionan mensajes de forma redundante y con una superior exactitud (Marler, 1965). R. J. Andrew (1963a) ha apuntado que los profundos gruñidos comúnmente utilizados por los monos y simios del Viejo Mundo, durante los encuentros sociales próximos, sirven particularmente bien a este propósito. Los sonidos son ricos en armónicos y de cualquier forma, altamente personalizados, permitiendo la identificación de los individuos sólo por la voz. Están generados en la parte superior del tracto respiratorio, por lo que además de los mensajes únicos, transportan información redundante concerniente a señales visuales basadas en la forma de la boca, posición de la lengua y otras posturas musculares que determinan la expresión del rostro. Una mayor sofisticación en el empleo de estas señales compuestas entre los primitivos homínidos, podría haber establecido los orígenes del lenguaje humano. Otra consecuencia probable fue el uso del rostro para el reconocimiento personal. Van Lawick-Goodall, Schaller y otros, han documentado la espectacular variación parecida a la de los seres humanos, en los rasgos faciales de chimpancés y gorilas. Es fácil para los observadores humanos reconocer a los individuos a simple vista, e incluso aventurar su parentesco con un gran nivel de seguridad. Estas y otras especiales cualidades de la comunicación en los primates, han sido extensamente discutidas en las revisiones de Andrew (1963b, 1972), Altmann y col. (1967), Anthoney (1968), Moynihan (1969), Wickler (1969b) y van Hooff (1972).

Además de controlar múltiples señales, los primates superiores evalúan el comportamiento de muchos individuos de la sociedad de forma simultánea. El animal vive en un *campo social* en el que responde simultáneamente a múltiples individuos, de formas que tienen en cuenta distintas relaciones, y que a menudo entrañan un compromiso. Los observadores de sociedades en libertad de monos y simios del Viejo Mundo, se han dado cuenta del uso de estrategias de comportamiento que manipulan el campo social. Kummer (1967), por ejemplo, describió la táctica de la «amenaza protegida» en los papiones sagrados. Una hembra que compite con una rival se acerca al macho principal, donde se halla en una posición más favorecida para intimidar y resistir el ataque. Si es amenazada, el macho es mucho más probable que expulse a su rival y no que la castigue a ella. En consecuencia, es mucho más probable que ella avance en el rango social. Las alianzas también son comunes, especialmente entre las madres y su descendencia adulta. Los cuidados aloparentales conducen a las coaliciones entre adultos, así como a una extensión más rápida de los contactos sociales por parte de los jóvenes en desarrollo. En las tropas de macacos y babuinos, los machos adultos, no necesariamente relacionados, se apoyan entre sí durante los encuentros agresivos. El rango de un individuo depende no sólo de su valentía personal, sino de la fuerza y de las garantías que ofrecen sus aliados (Altmann, 1962a; Hall y DeVore, 1965). La hembra dominante de una tropa de macacos comunes estudiada por Simonds (1965), confiaba en la ayuda de un macho dominante para ganar los encuentros con cualquier otro miembro de la tropa. Pero cuando su protector decayó en cuanto a status, después de la pérdida de un canino y de la derrota en una pelea importante, la hembra ya no fue capaz de dominar más a las otras hembras.

Chance (1967) y Chance y Jolly (1970), han conceptuado la organización de los campos sociales individuales en términos de *estructuras de atención* de sociedades enteras. Entre las especies de monos y simios del Viejo Mundo, pueden distinguirse bien dos categorías de estructuras de atención. Las sociedades centrípetas, como las de macacos, babuinos y muchas otras especies de cercopitécidos, están organizadas alrededor de un macho dominante. Los miembros vigilan predominantemente al macho, varían sus posiciones de acuerdo con su proximidad o partida, y ajustan su comportamiento agresivo hacia los otros de acuerdo con sus respuestas. Cuando el grupo es atacado desde el exterior, el macho dominante y sus aliados dirigen la defensa o la retirada. Cuanto más pronunciada sea la estructura de dominación, más intensa será la orientación centrípeta. Cuando hay agresión dentro del grupo, los miembros tienden a moverse hacia la cohorte de machos dominantes, y esto se cumple incluso cuando algunos de los machos son los agresores. Las sociedades acéntricas, que constituyen el segundo tipo, tienen como ejemplos a patas, langures y gibones. A pesar de que la estructura de atención varíe entre las especies, todas las sociedades acéntricas se caracterizan por la tendencia de las hembras y de los jóvenes a separarse de los machos durante los episodios agresivos. En otras palabras, la sociedad se fragmenta frente a la tensión. Durante los momentos de paz, los machos de los patas viven mayormente en los bordes de su pequeña tropa, sirviendo principalmente de perros guardianes. Cuando hay la amenaza de un depredador, corren hacia un árbol bajo u otra posición prominente y amenazan a su vez, mientras que las hembras y los jóvenes se refugian en otra dirección. Chance y Jolly consideran a la estructura de aten-

ción como básica, y a su análisis como la clave de la comprensión de las sociedades de primates. Pero de hecho, la estructura de atención es un parámetro más, compuesta por múltiples comportamientos y evolucionando como una adaptación a rasgos especiales del ambiente. Como tal, puede ajustarse a ciertos modelos de organización social, así como a otros parámetros tales como estructura de la edad, tamaño del grupo y tasas de transmisión de señales. Loy (1971) también ha criticado la estructura de atención por haberse simplificado demasiado, apuntando que no todas las especies pueden ajustarse con comodidad a la dicotomía. Los chimpancés, identificados como centrípetos por Chance y Jolly, están realmente mucho más toscamente organizados como para hacer útil esta especificación. Se presentan en grupos sociales débilmente estructurados, que cambian con frecuencia, incluyen bandas heterosexuales sin jóvenes dependientes, bandas compuestas exclusivamente por machos adultos, bandas de madres y jóvenes, y de hecho, bandas de casi todas las combinaciones posibles de sexo y edad. Los machos de los macacos rhesus, por citar otro ejemplo, juegan un papel menor en el dictado de las actividades del grupo, mucho menor que en el caso de los papiones, que son los auténticos paradigmas del sistema centrípeto. A pesar de las deficiencias de su esquema, Chance y Jolly aciertan en llamar la atención hacia el nivel superior de organización que los autosepara de la tendencia de los primates superiores a operar en complejos campos sociales.

Los campos sociales y las estructuras de atención, enriquecen los papeles que representan los individuos. DeVore (en Hall y DeVore, 1965), halló que los babuinos anubis machos pueden mantener la dominación y el liderazgo después de superar la plenitud de su vigor físico, pues siguen siendo miembros respetados de la «jerarquía central». Thelma Rowell (1969a), basándose en estudios separados sobre la misma especie, razonó que otros miembros de la tropa resultan beneficiados cuando están de acuerdo y prestigian a los decadentes pero experimentados líderes. Debido a que los primates son los principales depredadores de otros primates, y el hombre en particular ha cazado especies africanas en períodos del tiempo evolutivo, probablemente sea ventajoso para los individuos el utilizar los conocimientos especiales acumulados por los más viejos y astutos miembros del grupo.

Todos los rasgos distintivos de los primates que terminamos de citar, tensan los ajustes momento a momento por parte de los individuos, a las fluctuaciones del ambiente, siendo ésta, en los términos más generales, la clave de la adaptación del comportamiento en los primates. El cambio rápido y preciso de una a otra respuesta, de acuerdo con las sutiles variaciones en el campo social, requiere que la estructura de la sociedad, en sí misma, sea maleable. La literatura sobre los primates está llena de relatos sobre su maleabilidad social; Hans Kummer, Thelma Rowell y otros han precisado que es uno de los fenómenos más distintivos observados en sociedades en libertad. Los babuinos anubis son una especie particularmente instructiva. En la sabana del Parque de Nairobi, en Kenia, DeVore observó un orden de marcha definido entre los miembros de las tropas que se trasladaban de uno a otro lugar. Los machos dominantes acompañados por hembras con pequeños se situaban cerca del centro, los jóvenes flanqueaban a estos individuos cerca del centro y otros machos y hembras adultos formaban la vanguardia y la retaguardia. Cuando aparecía un potencial depredador, los machos dominantes se movían hacia el frente para encontrarse con él. Rowell (1966a) descubrió una organización distinta en los babuinos anubis de los bosques de Uganda. Allí, las tropas avanzaban y se comunicaban de una forma más parecida a las especies arborícolas de primates que otros babuinos. Los movimientos eran menos regulares, sin un orden de marcha determinado. Mientras se movían a través de la vegetación más espesa, los babuinos se comunicaban más con gruñidos, y mostraban un interés mucho mayor por los rezagados que los babuinos de las sabanas. Las interacciones agresivas entre los machos también eran menos frecuentes, y Rowell no pudo hallar pruebas de las jerarquías de dominación, que eran los contrastes de las tropas de las sabanas. Las tropas forestales eligen los lugares para dormir al azar, y en general evitan a las otras tropas. Pero en la sabana abierta de la Reserva de Amboseli, donde los grupos de árboles para dormir son escasos, los babuinos anubis toleran la presencia de otros grupos, y en ocasiones se forman grandes agregaciones para dormir que son similares a las de los papiones hamadrías. En las cataratas de Awash, en Etiopía, una tropa de babuinos anubis ha penetrado en el terreno ocupado en otra ocasión por papiones sagrados. Estudiando con detalle este grupo transferido, Nagel (1973) fue capaz de diferenciar hasta cierto punto las componentes genética y de aprendizaje del comportamiento social de los babuinos, en el especial sentido de determinar qué diferencias persisten entre las especies cuando ambas formas se sitúan en un ambiente similar. La tropa de anubis se reunió en un lugar común para dormir y se separó para buscar comida, que es la forma de Rowell sobre los papiones hamadrías observados en Uganda. También se parecían a los papiones hamadrías en la longitud de las rutas de búsqueda de alimento, así como en la cantidad de tiempo dedicado a buscar comida en las áreas forestales. Pero mantuvieron la organización social de un nivel característico de los anubis, en lugar de cambiar hacia el sistema de harenes a dos niveles de los papiones hamadrías.

Kummer ha descrito un experimento que ilustra el dramatismo con que puede cambiar un rasgo del comportamiento social, si se ejerce una tensión suficiente. Cuando una hembra de papión hamadrías se sitúa en un grupo de anubis, altera rápidamente sus respuestas sociales propias de los papiones hamadrías y adopta las de sus nuevos asociados. Al cabo de media hora empieza a huir de los machos atacantes como una hembra de anubis, en lugar de moverse hacia ellos. El experimento inverso es incluso más sugestivo. Una hembra de anubis insertada en una tropa de papiones hamadrías, aprende en una hora a aproximarse al macho atacante, adaptándose pues al sistema de harén que caracteriza a esta especie, en

Tabla 26-1

Una sinopsis de los primates vivientes. Se citan las especies que han sido objeto de grados significativos de investigación sociobiológica. (Clasificación superior basada en Simpson, 1945; clasificación inferior y distribución geográfica basada en Napier y Napier, 1967.)

ORDEN PRIMATES

SUBORDEN PROSIMII
(LOS PROSIMIOS)

Familia Tupaiidae. Tupayas.
Anathana (1 especie). Tupayas de Madrás. Áreas boscosas del sur de la India.
Dendrogale (2 especies). Tupayas de cola lisa. Bosques de Vietnam a Borneo.
Ptilocerus (1 especie). Tupayas de cola en penacho. Bosques de Malasia a Borneo.
Tupaia (12 especies; véase especialmente a *T. glis*). Tupayas. Bosques del sudeste de Asia e islas próximas. Martin, 1968; Sorenson, 1970.)
Urogale (1 especie). Tupayas filipinos. Mindanao, islas Filipinas.

Familia Lemuridae. Lémures.
Cheirogaleus (3 especies). Lémures enanos. Bosques de Madagascar.
Hapalemur (2 especies). Lémures mansos. Bosques de Madagascar.
Lemur (5 especies; véase especialmente al lémur de cola anillada *L. catta*). Lémures verdaderos. Bosques de Madagascar e islas Comodoro. (Petter, 1962, 1970; Petter-Rousseaux, 1962; Jolly, 1966, 1972b; Klopfer y Jolly, 1970; Klopfer, 1972.)
Lepilemur (1 especie). Lémures saltadores. Bosques de Madagascar. (Petter, 1962; Petter-Rousseaux, 1962; Charles-Dominique y Hladik, 1971.)
Microcebus (2 especies). Lémures ratón. Bosques de Madagascar. (Petter, 1962; Petter y col., 1971; Martin, 1972, 1973.)
Phaner (1 especie). Lémures de frente ahorquillada. Bosques de Madagascar. (Petter y col., 1971.)

Familia Indriidae. Indrises.
Avahi (1 especie). Avahíes. Bosques de Madagascar.
Indri (1 especie). Indrises. Bosques de Madagascar.
Propithecus (2 especies; véase especialmente al sifaka de Verreaux *P. verreauxi*). Sifakas. Bosques de Madagascar. (Petter, 1962; Jolly, 1966, 1972b.)

Familia Daubentoniidae. Aye-ayes.
Daubentonia (1 especie). Aye-ayes. Bosques de Madagascar. (Petter y Petter, 1967; Petter y Peyrieras, 1970.)

Familia Lorisidae. Lorises y gálagos.
Arctocebus (1 especie). Poto dorado. Bosques de África Occidental. (Charles-Dominique, 1971.)
Galago subgénero *Euoticus* (2 especies). Gálagos de uñas. Bosques de Fernando Poo y África tropical. (Charles-Dominique, 1971.)
Galago subgénero *Galago* (3 especies, véase especialmente *G. senegalensis*, el gálago del Senegal). Gálagos y gálagos del Senegal. Bosques y sabanas boscosas de África, entre los 13° N y 27° S. (Sauer y Sauer, 1963; Doyle y col., 1967, 1969; Charles-Dominique, 1971; Rosenson, 1973.)
Galago subgénero *Galagoides* (1 especie, *G. demidovii*). Gálagos enanos. Bosques de Fernando Poo y África tropical, hasta el valle del Rift. (Vincent, 1968; Struhsaker, 1970b; Charles-Dominique, 1971, 1972; Charles-Dominique y Martin, 1972.)
Loris (1 especie). Lorises pequeños. Sur de la India y Ceilán. (Subramoniam, 1957; Petter y Hladik, 1970.)
Nycticebus (2 especies). Lorises lentos. Bosques de la India, Cambodia y Borneo.
Perodicticus (1 especie). Cusumbe, Poto de Bosman. Bosques africanos. (Blackwell y Menzies, 1968.)

Familia Tarsiidae. Tarseros.
Tarsius (3 especies). Tarseros. Bosques de Sumatra, Borneo, Célebes, Filipinas e islas próximas.

SUBORDEN ANTHROPOIDEA
(MONOS, ANTROPOIDES Y HOMBRE)

SUPERFAMILIA CEBOIDEA (= «PLATYRRHINI»)
(MONOS DEL NUEVO MUNDO)

Familia Callithricidae. Tamarinos y titis.
Callimico (1 especie, *C. goeldii*). Titís de Goeldi. Bosques del alto Amazonas.
Callithrix (8 especies). Titís. Bosques del Brasil al sur del Amazonas, hasta el Paraguay.
Cebuella (1 especie). Tití enano, *C. pygmaea*. Parte superior del valle del Amazonas. (Christen, 1974.)
Leontideus (3 especies). Titís leonados (o tamarinos). Bosques brasileños.
Saguinus subgénero *Marikina* (4 especies). Auténticos tamarinos de cara desnuda. Bosques del alto Amazonas.
Saguinus subgénero *Oedipomidas* (2 especies; véase especialmente al tamarino de Geoffroy *S. geoffroyi*). Tamarinos crestados de cara desnuda, pinchés. Bosques de Panamá a Colombia. (Moynihan, 1970b.)
Saguinus subgénero *Saguinus* (16 especies). Tamarinos. Bosques de la cuenca amazónica.

Familia Cebidae. Monos del Nuevo Mundo.
Alouatta (5 especies; véase especialmente el aullador *A. villosa* [= *A. palliata*]). Aulladores. Bosques tropicales de las Américas Central y del Sur. (Carpenter, 1934, 1965; Collias y Southwick, 1952; Altmann, 1959; Chivers, 1969; Richard, 1970.)
Aotus (1 especie, el duruculi o mono nocturno *A. trivirgatus*). Bosques tropicales de las Américas Central y del Sur.
Ateles (4 especies; véase especialmente al mono araña de manos negras *A. geoffroyi*). Monos araña. Bosques tropicales. De México a la cuenca amazónica. (Carpenter, 1935; Eisenberg y Kuehn, 1966; Richard, 1970.)

Tabla 26-1 *(continuación)*

Brachyteles (1 especie). Monos araña lanudos. Bosques del Brasil sudoriental.
Cacajao (3 especies). Uakaris. Bosques del alto Amazonas.
Callicebus (3 especies; véase especialmente el tití ceniçiento *C. moloch*). Tities. Bosques de la cuenca Orinoco-Amazónica hasta el Brasil sudoriental. (Moynihan, 1966, 1969; Mason, 1968, 1971.)
Cebus (4 especies). Capuchinos. Bosques tropicales de las Américas Central y del Sur. (Bernstein, 1965; Mason, 1971; Oppenheimer, 1968, 1973.)
Chiropotes (2 especies). Sakis barbudos. Bosques de la cuenca Orinoco-Amazónica.
Lagothrix (2 especies). Monos lanudos. Bosques de la cuenca Orinoco-Amazónica.
Pithecia (2 especies). Sakis. Bosques de la cuenca Orinoco-Amazónica.
Saimiri (2 especies; véase especialmente al mono ardilla común *S. sciureus*). Monos ardilla. Bosques tropicales de las Américas Central y del Sur. (Ploog, 1967; Baldwin, 1969, 1971; Rosenblum y Cooper, eds., 1968; Mason, 1971.)

SUPERFAMILIA CERCOPITHECOIDEA (= «CATARRHINI»)
(MONOS Y ANTROPOIDES DEL VIEJO MUNDO)

Familia Cercopithecidae. Monos del Viejo Mundo.
Cercocebus (5 especies; véase especialmente al mangabey de mejillas grises *C. albigena,* y al de collar blanco *C. torquatus*). Mangabeys. Bosques tropicales de África. (Struhsaker, 1969).
Cercopithecus subgénero *Allenopithecus* (1 especie). Mono de los pantanos de Allen. Bosques del Congo.
Cercopithecus subgénero *Cercopithecus* (21 especies; véase especialmente la tota, *C. aethiops,* al mono de Syke *C. albogularis,* al mono azul *C. mitis,* y al gaméchogo de hocico manchado *C. nictitans*). Cercopicos. Muy extendidos en los bosques y sabanas boscosas del África sub-Sahariana. (Haddow, 1952; Booth, 1962; Struhsaker, 1967a-d, 1969, 1970a; Gartlan y Brain, 1968; Bourlière y col., 1970; Aldrich-Blake, 1970; Hunkeler y col., 1972; McGuire, 1974.)
Cercopithecus subgénero *Miopithecus* (1 especie, *C. talapoin*). Talapón o mono del mangle. Bosques del oeste de África Central. (Gautier-Hion, 1970, 1973.)
Colobus subgénero *Colobus* (2 especies). Colobos blanco y negro. Bosques de Abisinia y Senegal, hasta Tanzania. (Haddow, 1952; Ullrich, 1961; Marler, 1969; Sabater Pi, 1973.)
Colobus subgénero *Piliocolobus* (2 especies). Colobo rojo. Bosques de África Central, Oriental y Occidental.
Colobus subgénero *Procolobus* (1 especie). Colobo verde. Bosques de África Occidental. (Booth, 1957.)
Cynopithecus (1 especie, *C. niger*). Mono negro de las Célebes. Bosques de Célebes e isla de Batjan en Molucas.
Erythrocebus (1 especie, *E. patas*). Patas. Mora en el suelo de las sabanas y herbazales del África sub-Sahariana. (Hall, 1965, 1967, 1968a; Hall y Mayer, 1967; Struhsaker y Gartlan, 1970.)
Macaca (12 especies; véase especialmente al mono japonés *M. fuscata,* al mono cangrejero *M. fascicularis* [= *M. irus*], al macaco rhesus, *M. mulatta,* al macaco de cola de cerdo *M. nemestrina,* al mono de bonete *M. radiata,* al macaco de cola de muñón *M. speciosa,* y al mono de Berbería *M. sylvanus*). Bosques y hábitats abiertos del norte de África y Asia desde Afganistán, Tibet y Japón, hasta Filipinas y Célebes. (Carpenter, 1942a; Sugiyama, 1960; Altmann, 1962a, 1965; Izawa y Nishida, 1963; Southwick, ed., 1963; Mizuhara, 1964; Furuya, 1965, 1969; Koford, 1965; Simonds, 1965; Southwick y col., 1965; Bernstein, 1969a, b; Bernstein y Sharpe, 1966; Nishida, 1966; Yamada, 1966; Kaufmann, 1967; Blurton Jones y Trollope, 1968; Bertrand, 1969; Crook, 1970b; Sackett, 1970; Deag y Crook, 1971; Lindburg, 1971; Sugiyama, 1971; Rowell, 1972; Carpenter, ed., 1973; Deag, 1973; Itoigawa, 1973.)
Mandrillus (2 especies). Mandril *M. sphinx* y dril *M. leucophaeus.* Bosques de Fernando Poo y África Occidental. (Gartlan, 1970; Sabater Pi, 1972.)
Nasalis (1 especie). Násico *N. larvatus.* Bosques y pantanos de mangles en Borneo. (Kern, 1964.)
Papio (5 especies, posiblemente razas geográficas bien marcadas de una sola especie: el babuino verde *P. anubis* al sur del Sahara y a través de África, el papión sagrado *P. hamadryas* del este de Etiopía y Somalia, el babuino de Guinea *P. papio* del extremo occidental de la curva africana (Guinea, Senegal, Sierra Leona), el cinocéfalo *P. cynocephalus* a través de África, desde Somalia a Angola, al sur de la distribución de *P. anubis,* y el papión negro *P. ursinus* de África del Sur). Las distribuciones de las 5 formas son contiguas. Moran en el suelo, sabanas, herbazales y bosques abiertos. (Bolwig, 1958; Washburn y DeVore, 1961; Hall y DeVore, 1965; Bowden, 1966; Rowell, 1966, 1972; Hall, 1968b; Kummer, 1968, 1971; Crook, 1970b; Ransom, 1971; Dunbar y Nathan, 1972.)
Presbytis (14 especies; véase especialmente el langur hanumán *P. entellus* y el langur de Nilgiri *P. johnii*). Langures. Bosques y pantanos de manglares en la India, Bután y China sudoccidental, hasta Borneo. (Jay, 1965; Ripley, 1967, 1970; Sugiyama, 1967; Bernstein, 1968; Yoshiba, 1968; Poirier, 1970.)
Pygathrix (1 especie). Langur jaspeado. Bosques de Vietnam, Laos y Hainan.
Rhinopithecus (2 especies). Langures chatos. Vietnam y China occidental.
Simias (1 especie). Langures de la isla de Pagai. Bosques de las islas Mentawai, en la costa de Sumatra.
Theropithecus (1 especie, el gelada *T. gelada*). Viven en el suelo de las laderas con hierba de las montañas de Etiopía. (Crook, 1966, 1970b; Crook y Aldrich-Blake, 1968.)

Familia Hylobatidae. Los simios menores antropoides: gibones y siamangs.
Hylobates (6 especies; véase especialmente al gibón común o de manos blancas *H. lar*). Gibones. Bosques de Tailandia, sur de China y Tenasserim, hasta Borneo. (Carpenter, 1940; Bernstein, y Schusterman 1964; Ellefson, 1968; Chivers, 1973.)
Symphalangus (1 especie, el siamang *S. syndactylus*). Bosques de Sumatra y península de Malasia. (Chivers, 1973.)

Familia Pongidae. Grandes simios antropoides: chimpancés, gorilas y orangutanes.
Gorilla (1 especie, *G. gorilla;* usualmente se reconocen tres subespecies: el de las tierras bajas del oeste *G. g. gorilla,* el de las tierras bajas del este *G. g. graueri,* y el gorila de montaña *G. g. beringei*).

Tabla 26-1 *(continuación)*

Moran en el suelo de los bosques, desde Nigeria y Camerún hasta las montañas de África Oriental. (Schaller, 1963, 1965a, b; Fossey, 1972.)

Pan (2 especies, el chimpancé *P. troglodytes*, y el chimpancé pigmeo *P. paniscus*). Viven en el suelo de los bosques tropicales. El primero se distribuye desde Guinea y Sierra Leona a través de África, hasta el este, en el lago Victoria y el lago Tanganica; el segundo se limita a la región comprendida entre los ríos Congo y Lualaba. (Yerkes y Yerkes, 1929; Nissen, 1931; Kortlandt, 1962; Goodall, 1965; Reynolds y Reynolds, 1965; Izawa y Itani, 1966; Itani y Suzuki, 1967; van Lawick-Goodall, 1967, 1968a, b, 1971; Nishida, 1968, 1970; Nishida y Kawanaka, 1972; Sugiyama, 1968, 1969, 1973; Suzuki, 1969; Izawa, 1970; Okano y col., 1973.)

Pongo (1 especie, *P. pygmaeus*). Orangutanes. Bosques de Sumatra y Borneo. (Schaller, 1961; Davenport, 1967; MacKinnon, 1974; Rodman, 1973.)

SUPERFAMILIA HOMINOIDEA
(HOMBRE)

Familia Hominidae. Hombre.
Homo (1 especie). Hombre.

contraste con la suya propia. La adaptación, sin embargo, es imperfecta. Después de aprender perfectamente el comportamiento, la mayoría de hembras de anubis escapan de la manada del macho y permanecen alejadas definitivamente. Esta incapacidad para realizar un ajuste total podría bastar en sí misma, para explicar la causa por la que la tropa de anubis de las cataratas de Awash fracasó al cambiar hacia la organización de los papiones hamadrías, incluso estando rodeada por sociedades de estos últimos en un ambiente alterado.

ECOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO SOCIAL EN LOS PRIMATES

El principal concepto organizador en el estudio de las sociedades de primates, ha sido la teoría de que los parámetros sociales están fijados en cada especie, como una adaptación al ambiente particular en que vive ésta. Los parámetros incluyen tamaño, estructura demográfica, tamaño y estabilidad del área de actividad y estructura de atención. Debido a que esta teoría es rudimentaria y carece aún de una estructura formal, es rápidamente expuesta al trazar su historia. Las semillas fueron puestas por C. Ray Carpenter (1934, 1942b, 1952, 1954), que fue el primero en reconocer con claridad que el tamaño del grupo, la demografía y diversos comportamientos sociales, constituían los rasgos para el diagnóstico de la especie. Carpenter propuso que la estructura sexo-edad tiende hacia un estado estable. Cada especie de primates puede caracterizarse por una «tendencia de agrupamiento central», que es la colección de números medios en cada categoría sexo-edad, calculados a partir de una muestra de sociedades. Así pues, los números medios para dos de las primeras especies que estudió fueron los siguientes:

Aullador *(Alouatta villosa)*, 51 tropas:

3 machos adultos + 8 hembras adultas + 4 jóvenes + 3 crías + desconocido número de machos que vivían solos.

Gibón común *(Hylobates lar)*, 21 tropas (familias):

1 macho adulto + 1 hembra adulta + 3 jóvenes + 1 cría + desconocido número de machos y hembras que vivían temporalmente solos.

Carpenter llamó a la tasa media de machos adultos a hembras adultas «tasa sexual socionómica». Postuló que ésta y otras características sociales, representan adaptaciones al ambiente, a pesar de no aclarar los procesos específicos implicados.

Carpenter sabía además que la vida social ofrece cierto grado de protección contra los depredadores. Una vez, en la isla de Barro Colorado, vio a un mono aullador joven atacado por un ocelote. El joven emitió una llamada de aflicción, y tres machos adultos corrieron rápidamente en su ayuda mientras gritaban con gran intensidad. M. R. A. Chance (1955, 1961) generalizó independientemente esta noción, haciendo la hipótesis de que la agregación en los monos y simios es un mecanismo general para reducir la depredación. Notó que más de una estrategia está a la disposición de los miembros de la sociedad. Pueden quedarse en el lugar y luchar, como los babuinos machos, o escapar en conjunto hacia una cobertura adecuada, como las familias de gibones. En 1963, Irven DeVore añadió una importante y nueva visión. Impresionado por lo que había visto en los babuinos anubis de Kenia, sugirió que el cambio hacia una existencia terrestre, acarrea una tendencia a desarrollar sociedades más organizadas y mayores. Ya que el alimento es más escaso, el grupo debe ocupar una mayor área de actividad. Y al estar más expuesto a los depredadores durante sus largos desplazamientos a campo abierto, los miembros del grupo es probable que sean más numerosos y que estén mejor organizados. Los adultos, especialmente machos, se ven forzados a luchar al ser cazados lejos de la protección de los árboles. El resultado es una tendencia por parte de ellos a desarrollar un comportamiento más agresivo. En el caso de los babuinos, los machos son notablemente mayores y poseen unos caninos robustos, que son utilizados como navajas durante el combate. Y quizás de forma inevitable, el agresivo modus

vivendi se extiende a la estructura interna de la misma sociedad, intensificándose los sistemas de dominación por los que se organizan parcialmente los adultos de ambos sexos. La concepción de DeVore recibió apoyo a partir de las observaciones de los Altmann (1970), quienes hallaron 11 circunstancias bajo las cuales los babuinos anubis del Amboseli se unieron mucho, la mayoría claramente relacionadas con la defensa. Los babuinos se arraciman 1) al encontrar depredadores; 2) cuando los grupos próximos de babuinos emiten llamadas de alarma contra los depredadores; 3) durante las falsas alarmas; 4) cuando el ganado de los Masai u otros grupos de babuinos se aproximan mucho; 5) cuando la tropa busca comida en zonas de frondosa maleza; 6) cuando la tropa va a atravesar un claro entre el follaje; 7) al viajar según una ruta desconocida; 8) cuando usan la sombra de un árbol o un charco de agua; 9) antes de trasladarse o durante el desplazamiento de una a otra localidad; 10) antes de subir a los árboles que les sirven de dormitorios; 11) durante las «horas sociales» de la mañana y de la noche.

Teniendo en cuenta la idea de que el comportamiento social es una adaptación ecológica directa, el paso lógico siguiente para los estudiosos de los primates fue emprender una cuidadosa comparación de las especies que ocupan distintos hábitats. Phyllis Jay (1965) demostró que algunos colibinos arborícolas y devoradores de hojas, sobre todo langures *(Presbytis)* de Asia y *Colobus* de África, difieren notablemente de los macacos terrestres, de una forma que parecen ajustarlos a sus ambientes. Ocupan territorios pequeños, pero bien definidos, que pueden ser defendidos vigorosamente contra otros grupos de la misma especie. Este rasgo está de acuerdo con una distribución del alimento más regular y dependiente, comparable a una correlación similar en las aves. Pero los machos de los colobinos son menos poderosos en comparación con las hembras y menos agresivos que los macacos y los babuinos, características que evidentemente reflejan la tendencia de los monos a escapar por los árboles y no a hacer frente a los depredadores cara a cara.

Otros dos autores, K. R. L. Hall (1965) y John F. Eisenberg (1966), consideraron una gama más extensa de especies de primates, pero sintiendo que, o las correlaciones eran demasiado débiles, o los datos insuficientes como para efectuar conclusiones distintas a la elemental generalización realizada por Jay. Hall, no obstante, se mostró optimista acerca de los resultados finales, profetizando que cuando se llevaran a cabo investigaciones continuadas, «no sería improbable que las perspectivas pudieran revolucionar algunos de los conceptos convencionales, en esta rama del estudio comparativo, mientras que en el proceso, se demostraría más allá de toda duda la falta de realismo al efectuar comparaciones sobre el comportamiento social de estos animales, sin un detallado conocimiento de las circunstancias ecológicas de su vida natural». Pero en este punto, J. H. Crook y J. S. Gartlan (1966) se impacientaron y decidieron intentar forzar los acontecimientos. Lo que emprendieron fue una clasificación de todos los primates, prosimios incluidos, en cinco grados evolutivos del comportamiento social. Entonces, en efecto, buscaron correlaciones parciales en el hábitat y la dieta de aquellas especies de las que disponían datos incluso fragmentarios. Esta aproximación fue posteriormente extendida y refinada de alguna forma por Crook (1970b, 1971), pero la versión original del esquema presentado en la tabla 26-2, aún llama la atención por su claridad y derechura. La clasificación no incluye a los Tupaiidae esencialmente solitarios, que ya se han discutido con anterioridad (capítulo 16). El valor de la aproximación de Crook-Gartlan reside en su objetividad. Cuando se traza semejante molde, sus supuestos son revelados, y el grado necesario de arbitrariedad en la división de las categorías es fácilmente predecible. Pueden añadirse datos y aplicarse nuevos tipos de análisis, sin volver a las fuentes originarias.

Examinemos las conclusiones de Crook y Gartlan y luego la debilidad de su particular análisis. El grado I está compuesto casi exclusivamente por los prosimios, cuyo comportamiento, en gran medida, puede considerarse con seguridad como primitivo. Las especies miembros son nocturnas e insectívoros arborícolas, que viven como individuos solitarios o en parejas, en los territorios. Es inútil decir que la única especie filogenéticamente superior anotada en esta lista es el mono nocturno *Aotus trivirgatus,* un cébido que muestra señales de haberse convertido en nocturno sólo de una forma secundaria. El grado II representa un corto paso hacia los pequeños grupos familiares, con un solo macho, y está correlacionado con la gran variación ecológica hacia la vida diurna y hacia una dieta vegetariana en gran medida. Los grados III y IV se distinguen por la actividad tolerante de muchos machos entre sí, y por el rasgo asociado con ello de un mayor tamaño del grupo. La correlación ecológica es, en el mejor de los casos, escasa. Las especies de primates terrestres y de campo abierto tienden a encuadrarse en los grados III o IV, pero también sucede con muchas especies arborícolas que habitan en los bosques. El grado V constituye una curiosa variante del grado II, en el que las unidades sociales básicas están dominadas por un macho o (en el caso de los papiones sagrados) dos de ellos que cooperan. El rasgo más distintivo del grado V es un tamaño marcadamente superior, así como una mayor diferenciación del comportamiento en el macho. En los papiones sagrados y en los geladas, las unidades se agregan típicamente en grandes grupos para dormir y buscar alimento. Las tres especies del grado V habitan en los hábitats de África más secos y estériles.

Hay dos dificultades que constituyen una plaga para los análisis de Crook-Gartlan. La primera de ellas es que las correlaciones son muy débiles e inciertas, hecho verificable mediante una simple inspección. Este problema se ha visto empeorado por la adición de nuevos datos, especialmente sobre monos del Nuevo Mundo. Las especies de cébidos se esparcen por los grados I hasta el III, y varían enormemente entre sí en cuanto a tamaño del grupo, distribución sexo-edad y relaciones de dominación. Todas son arborícolas y exhiben menos que

Tabla 26-2
Primer intento a cargo de Crook y Gartlan (1966) de distribuir a todas las sociedades de primates según grados evolutivos, y de correlacionar los grados con la ecología de las especies en particular.

	Grado I	Grado II	Grado III	Grado IV	Grado V
Taxonomía					
Especies	*Aotus trivirgatus* *Microcebus* sp. *Cheirogaleus* sp. *Phaner* sp. *Daubentonia* sp. *Lepilemur* sp. *Galago* sp.	*Hapalemur griseus* *Indri* sp. *Propithecus* sp. *Avahi* sp. *Callicebus moloch* *Hylobates* sp.	*Lemur* sp. *Alouatta villosa* *Saimiri sciureus* *Colobus* sp. *Cercopithecus ascanius* *Gorilla gorilla*	*Macaca mulatta*, etc. *Presbytis entellus* *Cercopithecus aethiops* *Papio cynocephalus* *Pan troglodytes*	*Erythrocebus patas* *Papio hamadryas* *Theropithecus gelada*
Ecología					
Hábitat	Forestal	Forestal	Forestal-lindes del bosque	Lindes del bosque, sabanas con árboles	Herbazal o sabana árida
Dieta	Mayormente insectos	Frutos u hojas	Frutos, o frutos y hojas. Tallos, etc.	Vegetarianos u omnívoros; ocasionalmente carnívoros en *Papio* y *Pan*	Vegetarianos-omnívoros; *P. hamadryas* también es carnívoro ocasionalmente
Comportamiento y Sociobiología					
Actividad diurna	Nocturna	Crepusculares o diurnos	Diurna	Diurna	Diurna
Tamaño de los grupos	Normalmente solitarios	Grupos muy pequeños	Partidas pequeñas u ocasionalmente grandes	Grupos medios o grandes; los grupos en *Pan* son de tamaño inconstante	Grupo de medios a grandes; tamaño variable en *T. gelada*, y probablemente en *P. hamadryas*
Unidades de reproducción	Parejas donde se conoce	Pequeñas partidas familiares basadas en un solo macho	Grupos de muchos machos	Grupo de muchos machos	Grupos de un solo macho
Movilidad masculina entre grupos	—	Probablemente ligera	Sí, donde se conoce	Sí en *M. fuscata* y *C. aethiops*, no habiéndose observado en los demás	No observada
Dimorfismo sexual y diferenciación del papel social	Ligero	Ligero	Ligero—tamaño y diformismo del comportamiento marcados en el gorila; contraste de coloraciones en el lémur	Marcado dimorfismo y diferenciación de papeles en *Papio* y *Macaca*	Marcado dimorfismo; diferenciación de papeles sociales
Dispersión de la población	Información limitada a los territorios sugeridos	Territorios con ostentación, señalización, etc.	Se conocen territorios en *Alouatta, Lemur;* áreas de actividad en *Gorilla* con probabilidades de evitación de grupo	Territorios con ostentación en *C. aethiops;* áreas de actividad con evitación o combate entre grupos en otros. Extensa mezcla de grupos en *Pan*	Las áreas de actividad de *E. patas, P hamadryas* y *T. gelada*, muestran gran agregación en la comida y el dormir; *T. gelada*, en condiciones pobres de alimentación, muestra dispersión de grupo

una variación fundamental en la dieta. Moynihan (comunicación personal), que recientemente revisó el grupo, no pudo encontrar casi ninguna correlación ecológica. Pudiera ser significativo el que los monos nocturnos hayan permanecido en esta categoría, o hayan revertido al grado I, un estado más simple asociado a menudo con los hábitats nocturnos, mientras que la tendencia de los monos araña *(Ateles)* a formar grupos de fisión-fusión, puede explicarse como una adaptación para explotar desiguales fuentes alimentarias. Quizás, y los creyentes lo asegurarán, existen otras correlaciones entre los cébidos, pero no se hallan en el nivel expresado en los análisis de Crook-Gartlan. Se ha puesto de moda entre algunos primatólogos el decir que es la ecología y no la filogenia la que determina los sistemas sociales de especies determinadas. Pero existe una considerable inercia filogenética y posiblemente mucha más saldrá a la luz cuando los estudios comparativos se hagan más detallados. Eisenberg y col. (1972) han apuntado que los lemuroides de Madagascar, como *Lemur* y *Propithecus*, se caracterizan por grupos de muchos machos, con más elementos masculinos que femeninos, dominación de las hembras sobre los machos y frecuente segregación de las tropas en subgrupos compuestos los unos por machos y los otros por hembras exclusivamente. Estos rasgos no los comparte ninguna otra especie de primates, a pesar de que los lemuroides son ecológicamente similares a muchas de ellas. Struhsaker (1969) halló un similar conservadurismo filogenético en algunos aspectos del comportamiento social de los cercopitécidos africanos. El habitante de las sabanas *Erythrocebus patas*, por ejemplo, está anatómicamente relacionado con los gaméchogos arborícolas del género *Cercopithecus*. También está próximo a ellos en cuanto a estructura social, por lo que situarlos a continuación de los geladas y papiones sagrados del grupo V, sea probablemente incorrecto. Por otra parte, la tota *C. aethiops* difiere mucho socialmente de los demás *Cercopithecus*, a pesar de que sean ecológicamente similares.

Lo que es igualmente importante en el formato de Crook-Gartland es que carece de una auténtica variable dependiente. Está construido bajo el espíritu de un análisis de regresión múltiple, que no sigue un procedimiento correcto. Lo que hace falta es definir los grados de la evolución social de acuerdo con una variable dependiente que satisfaga intuitivamente, y entonces buscar la documentación más completa que sea posible sobre otras variables que puedan correlacionarse parcialmente con ella. La variable dependiente puede ser un solo rasgo o un índice basado en diversos rasgos. En el estudio de Crook-Gartlan no se define una variable de este tipo, y el análisis va implícitamente de uno a otro rasgo, avanzando a través de los grados. Crook y Gartlan parecen conferir papeles secundarios a ciertos rasgos sociales, como los grados de dimorfismo sexual y dispersión del grupo, que otros autores podrían considerar como fundamentales.

En una posterior síntesis del tema, Eisenberg y sus colaboradores (1972) sirvieron de mucho para corregir los defectos metodológicos. Como puede verse en la tabla 26-3, el rasgo clave seleccionado por estos autores es el grado de implicación masculina en la vida social. Esta variable no es sólo satisfactoria en sí misma, sino que está razonablemente bien correlacionada con otros rasgos sociales, como el tamaño del grupo, la naturaleza del sistema de dominación y la territorialidad. Trabajando con más datos de los que habían dispuesto los autores anteriores, Eisenberg y col. reconocieron una categoría social intermedia, que es la de la tropa masculina graduada por la edad. Algunas especies que parecen estar organizadas según sociedades de múltiples machos, en la práctica no se adhieren estrictamente a aquella forma. Los machos más jóvenes y débiles pueden ser tolerados, pero en un status subordinado. Al cabo de un tiempo, asumen la posición dominante o abandonan la tropa en conjunto. Las sociedades que se hallan en este grado evolutivo, no contienen machos de rango que presenten aproximadamente la misma edad. En consecuencia, no hay alianzas ni pandillas del tipo que forman las jerarquías centrales en las tropas de babuinos y macacos.

A pesar de que la matriz de la tabla 26-3 proporcione un sistema más eficaz y heurístico que el del esquema original de Crook-Gartlan, las correlaciones siguen siendo preocupantemente débiles. Los insectívoros permanecen en el grado más inferior. Las especies terrestres y semiterrestres aún se caracterizan por la más avanzada organización social, e igual puede decirse de los omnívoros. Poco más puede extraerse. Dentro de pocos grados evolutivos simples es posible definir subgrados basados en características sociales adicionales y correlacionarlos con ciertos aspectos del nicho predilecto. Así pues, los folívoros (devoradores de hojas) presentan áreas de actividad menores que los frugívoros (devoradores de frutos), y es más probable que empleen llamadas individuales o coros en tropa, para mantener el espaciado entre grupos adyacentes.

El análisis ecológico de la evolución social en los primates no ha progresado con tanta rapidez como hubieran podido esperar sus más tempranas proponentes. Pero la regresión múltiple iniciada por Crook y Gartlan sigue la pista correcta y puede esperarse que arroje nueva luz a medida que aumenten las variables y sea enriquecida con nuevos datos. Al mismo tiempo, debe tenerse en cuenta que el análisis de regresión múltiple jamás puede demostrar relaciones causales; sólo puede proporcionar indicios de su existencia. Un segundo esfuerzo paralelo, que puede desembocar en un nuevo salto hacia adelante, es la construcción de hipótesis evolutivas, en base a los modelos de la biología de poblaciones. Este método, cuyos principios necesarios ya se dieron en el capítulo 4, ya ha avanzado mucho en los insectos sociales. Un razonamiento deductivo de la forma correcta, basado en la biología de poblaciones, puede esperarse que complemente el método de regresión múltiple. De hecho, está destinado a presionar más sobre él, sugiriendo la existencia de parámetros y relaciones matemáticas que no son fácilmente identificables a partir de métodos totalmente inductivos.

Un caso puntero es el inicio muy simple, pero prometedor, de la construcción del modelo, realizado por Denham (1971),

Tabla 26-3
Distribución de las sociedades de primates dentro de los grados evolutivos, y correlaciones ecológicas por Eisenberg y col. (1972 y comunicación personal). Los grados se basan en el nivel de implicación de los machos, que puede verse en la cabecera de las columnas. (Copyright © 1972 de la American Association for the Advancement of Science.)

Especies solitarias	Familia parental	Tolerancia mínima[a] hacia los adultos masculinos (tropa de un solo macho)[b]	Tolerancia[c] media hacia los machos (tropa graduada por la edad masculina)[b]	La mayor tolerancia[d] masculina (tropa de varios machos)[b]
A. Insectívoros-frugívoros	A. Frugívoros-insectívoros	A. Folívoros arborícolas	A. Folívoros arborícolas	A. Frugívoros arborícolas
Tupaiidae	Callithricidae (Hapalidae)	Colobinae	Colobinae	Indriidae
Tupaia glis	*Saguinus oedipus*	*Colobus guereza*	*Presbytis cristatus*	*Propithecus verreauxi*
Lemuridae	*Cebuella pygmaea*	*Presbytis senex*	*Presbytis entellus*	Lemuridae
Microcebus murinus	*Callithrix jacchus*	*Presbytis johnii*	Cebidae	*Lemur catta*
Cheirogaleus major	Cebidae	*Presbytis entellus*	*Alouatta villosa*	B. Frugívoro-omnívoros semiterrestres
Daubentoniidae	*Callicebus moloch*	B. Frugívoros arborícolas	B. Frugívoros arborícolas	Cercopithecidae
Daubentonia madagascariensis	*Aotus trivirgatus*	Cebidae	Cebidae	*Cercopithecus aethiops*
Lorisidae	B. Folívoros-frugívoros	*Cebus capucinus*	*Ateles geoffroyi*	*Macaca fuscata*
Loris tardigradus	Indriidae	Cercopithecidae	*Saimiri sciureus*	*Macaca mulatta*
Perodicticus potto	*Indri indri*	*Cercopithecus mitis*	Cercopithecidae	*Macaca radiata*
B. Folívoros	Hylobatidae	*Cercopithecus campbelli*	*Cercopithecus talapoin*	*Papio cynocephalus*
Lemuridae	*Hylobates lar*	*Cercocebus albigena*	C. Semiterrestres frugívoro omnívoros	*Papio ursinus*
Lepilemur mustelinus	*Symphalangus syndactylus*	C. Frugívoros semiterrestres	Cercopithecidae	*Papio anubis*
		Cercopithecidae	*Cercopithecus aethiops*	*Macaca sinica*
		Erythrocebus patas	*Cercocebus torquatus*	Pongidae
		Theropithecus gelada	*Macaca sinica*	*Pan troglodytes*
		Mandrillus leucophaeus	D. Folívoros-frugívoros terrestres	
		Papio hamadryas	Pongidae	
			Gorilla gorilla	

[a]Tropa con un macho adulto y gran intolerancia hacia los machos en vías de madurez.
[b]«Tropa» se refiere al agrupamiento social básico de hembras adultas y prole dependiente o semidependiente.
[c]Tropa que muestra típicamente series de machos graduadas por la edad.
[d]Tropa con varios machos adultos, y series de hembras graduadas por la edad.

quien se centró en el parámetro crucial de la distribución del alimento. Su aproximación está de acuerdo con la teoría ecológica actual, y puede expresarse del siguiente modo. En el capítulo 3 del presente libro se arguyó que una mayor predicción alimentaria en el espacio y el tiempo, promueve la evolución de la territorialidad. Cuando los recursos son densos y pueden defenderse con facilidad y cuando el alimento es el recurso limitante, la estrategia óptima es la defensa doble —por medio de los vínculos monogámicos entre los miembros de la pareja—. Si las cualidades del ambiente son no sólo predecibles, sino también uniformes de una a otra localidad, con lo que la variación se mantiene bajo el umbral de poliginia, la tendencia hacia la monogamia se verá apoyada. Este último factor podría explicar una diferencia ecológica entre las especies «solitarias» del primer grado mostrado en la tabla 26-3, que incluye a una elevada proporción de insectívoros, y las especies del segundo grado que establecen vínculos entre la pareja, la mayoría de las cuales son primariamente vegetarianas. La explicación reside en la hipótesis, razonable y demostrable, de que las materias vegetales varían menos en cantidad y calidad de uno a otro territorio, que los insectos. La misma hipótesis está de acuerdo con el hecho de que las especies folívoras defienden territorios menores, y usan ostentaciones vocales más conspicuas que las especies frugívoras similares. Puede esperarse que evolucionen grados sociales superiores de acuerdo con el principio de Horn, que establece la estrategia óptima del abandono de los territorios de alimentación y el agrupamiento de unidades superiores a las familiares, cuando la comida se hace lo bastante irregular en el espacio e impredecible en el tiempo (véase el capítulo 3). Tal y como Crook, Denham y otros han apuntado, ésta podría ser la causa última de un superior tamaño del grupo en las especies de campo abierto de monos y simios del Viejo Mundo. Estos primates viven en ambientes excepcionalmente irregulares e impredecibles. Puede extenderse el mismo principio a las especies arborícolas de los grados sociales superiores, si los datos adicionales revelan que sus materiales alimenticios están distribuidos de forma similar. Los bosques tropicales, contrariamente a la creencia popular, son

estacionales y mucho. Muchos recursos alimentarios potenciales de los bosques, incluyendo yemas, flores y frutos de especies vegetales *determinadas,* no sólo son estacionales, sino también irregulares e impredecibles en el tiempo. Finalmente, la depredación juega sin duda alguna un papel auxiliar en la evolución, forzando a las especies hacia una u otra estrategia defensiva, lo que ayuda al moldeado de la organización y del tamaño del grupo.

En lo que queda de este capítulo, veremos toda la gama de sociabilidad en los primates, considerando a las especies individuales que representen a cada uno de los grados evolutivos. Ya que la secuencia avanzará de forma ascendente por los grados y no a través de agrupamientos filogenéticos, el lector notará algunas curiosas yuxtaposiciones taxonómicas. Por ejemplo, los simios antropoides se distribuyen del final de un conjunto a otro. Los orangutanes, en gran medida solitarios, deben ser sociobiológicamente clasificados con los primitivos prosimios, mientras que los gibones deben serlo con los titís y monos del Nuevo Mundo. El gorila presenta sociedades masculinas graduadas por la edad, con una organización razonablemente compleja, pero está muy por debajo del chimpancé, que merced a todas las reglas razonables ocupa el pináculo de la evolución social de los primates no humanos. Los simios son extremados en estas ostentaciones de diversidad, pero cada uno de los restantes grupos filogenéticos principales también se esparcen por diversos grados evolutivos.

EL LÉMUR RATÓN
(Microcebus murinus)

Los gálagos, lémures ratón, pottos, y otros prosimios nocturnos, se cuentan entre los primates más primitivamente sociales. A causa de las dificultades para estudiar estos animales en el campo, los datos relativos a la mayoría de especies son fragmentarios y están inconclusos. Gracias sobre todo a los trabajos de Petter (1962) y R. D. Martin (1973), la estructura de la población y el comportamiento de una especie, el lémur ratón, se han aclarado lo bastante como para servir de paradigma del grado evolutivo inferior. *Microcebus murinus* es el menor y más extendido de todos los prosimios de Madagascar, y ocupa casi todas las áreas forestales a lo largo de la costa. Es completamente nocturno, pasando el día en nidos construidos con hojas secas en los arbustos y los huecos de los árboles. Aunque sea primariamente arborícola, desciende con presteza hasta el suelo para cruzar los claros entre el follaje, buscando comida por entre la hojarasca. Esta especie es la más próxima a ser omnívora de todos los primates conocidos. Su dieta incluye frutos, flores y hojas de diversos árboles, arbustos y enredaderas. También come insectos, arañas, probablemente también ranitas y camaleones, y posiblemente moluscos. Los individuos recogen savia de los agujeros practicados en la corteza viva con movimientos rotatorios de sus incisivos. En este último hábito, la especie converge con los primates menores del Nuevo Mundo, que son los titís pigmeos.

Posiblemente como resultado de su general dieta, el lémur ratón presenta una reducida área de actividad, evidentemente de un diámetro de 50 m o menos. Las distribuciones tienden a ser exclusivas, al menos dentro de los sexos, y es razonable suponer que exista alguna forma de defensa territorial. Los individuos situados por Petter en los mismos reducidos confinamientos, y todos a un tiempo, resultaron compatibles. Pero cuando algunos ocuparon el espacio antes que otros, atacaron con posterioridad a los recién llegados. Incluso en los grupos compatibles, los machos luchaban entre sí cuando las hembras se hallaban en estro.

Los datos de Martin demuestran que la especie se halla dispersa dentro de núcleos localizados de población. Cada uno de ellos contiene una parte interna de elevada densidad, caracterizada por una proporción de 4 hembras adultas por cada macho adulto. En Mandena, Madagascar, las partes internas se localizan en los sitios que contenían una elevada frecuencia de las dos especies preferidas de los árboles que les servían de alimento. Ya que la tasa sexual en el nacimiento es de 1/1, se deduce que los machos emigran o sufren una mortalidad elevada en las primeras épocas de la vida. De hecho, los machos sobrantes se hallan concentrados en nidos, a lo largo de la periferia del área interna. Las hembras anidan en grupos a menudo, evidentemente apareándose y criando a los jóvenes de forma compatible. El número de hembras por nido, en 1968, oscilaba entre 1 y 15, con una media de 4. Cuando las hembras se hallaban en estro, eran a menudo acompañadas por un solo macho. Cuando lo superaban, los machos se hacían más tolerantes entre sí de forma evidente, y dos o incluso tres de ellos podían hallarse en el nido de la misma hembra. Martin sugiere que los grupos de hembras son a menudo madres e hijas. Los hijos, sin embargo, tienden a ser desplazados hacia la periferia de los hábitats favorecidos, donde esperan la oportunidad de unirse a los machos dominantes que se aparean. El anidamiento en común pudiera ser una consecuencia del limitado número de lugares donde anidar, quizás provocado por la selección familiar. En cualquier caso, el lémur ratón aún debe considerarse como un animal esencialmente solitario. No hay evidencias de una vida social organizada en los nidos. Lo que es igualmente importante, es que los lémures buscan comida totalmente por sí mismos. Una forma sociobiológica similar se ha puesto de manifiesto en el gálago enano *(Galago demidovii)* de África Occidental, por Charles-Dominique y Martin (1970).

El sistema de comunicación de *Microcebus* aún no ha sido estudiado. Observaciones preliminares de Petter han revelado la existencia de un rico repertorio vocal, que incluye gritos de defensa por parte de los adultos, y llamadas de aflicción en crías y jóvenes. La comunicación química también es prominente. Al entrar en un área nueva, los adultos esparcen orina por las ramas con las patas traseras, mientras que en la época que la hembra se halla en estro, los machos parece que utilizan una secreción genital especial para delimitar sus territorios.

EL ORANGUTÁN
(Pongo pygmaeus)

Hasta hace poco, el orangután era el menos conocido de los grandes antropomorfos, el misterioso Anciano de la pluviisilva de Sumatra y Borneo, raras veces visto en estado salvaje. En la actualidad se han completado cuidadosos estudios por parte de David Horr, P. S. Rodman (1973), y J. R. MacKinnon (1974). Rodman y sus asistentes alcanzaron el respetable tiempo de observación de 1639 horas, en el curso de las cuales llegaron a conocer individualmente a 11 orangutanes. Fueron capaces de seguir a sus sujetos continuamente durante horas, a través de los bosques casi carentes de pistas de la Reserva de Kutai, en Borneo.

Tal y como lo testifica la extraña forma corporal de los orangutanes, son exclusivamente arborícolas, confiando mucho en los brazos para moverse a diversos niveles en los bosques lluviosos, desde las copas hasta las proximidades del suelo. Aunque primariamente sean frugívoros, también consumen algunas hojas, trozos de corteza y huevos de ave. Las densidades de sus poblaciones naturales se habían juzgado previamente de 0,4 individuos por kilómetro cuadrado o menos. En la Reserva de Kutai, que contiene algunos de los hábitats en las tierras bajas menos perturbados que quedan en Asia, Rodman halló que la densidad se aproximaba a los 3 individuos por kilómetro cuadrado. Los grupos nucleares están formados por hembras y su prole, y a veces están acompañados por un macho adulto. Los machos solitarios son comunes, pero los jóvenes y las hembras adultas raras veces se hallan solos. El tamaño del grupo de orangutanes raramente, si alguna vez, supera a los 4 individuos. En la Reserva de Kutai, se registró la siguiente composición en siete de tales grupos: hembra adulta + macho cría; hembra adulta + macho cría; hembra adulta + cría, sexo desconocido; hembra adulta + macho joven; hembra joven sola, macho adulto solo. Ocasionalmente, estas unidades se encontraban para formar agrupamientos secundarios, el mayor de los cuales contenía 6 individuos. Dos de las combinaciones temporales fueron observadas en múltiples ocasiones, pareciendo estar basadas en vínculos familiares. Las otras fueron agregaciones pasivas reunidas por el común atractivo de un árbol frutal. Los contactos estaban facilitados por un amplio solapamiento de las áreas de actividad.

La sociedad de los orangutanes puede considerarse que incorpora la vaga estructura de fisión-fusión, tan espectacularmente elaborada en el chimpancé. Pero es muy elemental en cuanto a forma, y en muchos otros aspectos el orangután se halla mucho más próximo a los prosimios solitarios, como *Microcebus*. Específicamente, las hembras tienden a agregarse, y los machos las visitan sólo para copular. A medida que maduran las hembras jóvenes, se dispersan lentamente a partir del área de actividad de la madre. Los machos se dispersan a distancias superiores y vagabundean mucho antes de establecerse en áreas de actividad propias.

Las interacciones sociales entre los orangutanes son de pocas clases y mucho más simples que en otros antropoides. Se limitan virtualmente a las relaciones materno-filiales y a los breves y simples encuentros entre machos y hembras adultos. La agresión en la sociedad es muy rara, y hasta la fecha no se ha establecido nada que se parezca a un sistema de dominación. Durante su prolongado período de observación en la Reserva de Kutai, Rodman y sus colaboradores registraron un solo ejemplo claro de abierta hostilidad, cuando una hembra adulta expulsó a otra de un árbol frutal.

Pero los machos adultos, vagando principalmente en soledad, es probable que se repelan entre sí en las proximidades de las hembras. A pesar de que no se hayan observado confrontaciones directas, existen algunas pruebas indirectas que sugieren la existencia de tales conflictos intrasexuales. El dimorfismo sexual está muy desarrollado, siendo los machos, por término medio, dos veces mayores que las hembras, y poseyendo grandes y extensibles abazones bucales. Los machos usan estos abazones para emitir la «llamada larga», grito intenso y gutural que puede ser oído por el ser humano incluso hasta a un kilómetro de distancia. Emiten la llamada con más frecuencia cuando se ven separados de las hembras apareadas con ellos temporalmente, por cortos períodos de tiempo. Su función parece ser el restablecimiento del contacto. Pero los machos también efectúan llamadas cuando están con las hembras. Ya que la ostentación está evidentemente diseñada para las comunicaciones a larga distancia, su segunda función podría ser la de amenazar a los rivales y mantenerlos alejados. Finalmente, es con toda seguridad significativo que no más de un macho adulto puede verse en compañía de una hembra receptiva.

EL TITÍ CENICIENTO
(Callicebus moloch)

Los titís son pequeños monos ceboides, relativamente comunes en la pluviisilva de la cuenca Amazonas-Orinoco. El tití ceniciento, la mejor estudiada de las tres especies vivientes, posee una de las formas de sociedad familiar más simples. Comparte su grado evolutivo con muchos otros ceboides, incluyendo a los titís «típicos» del género *Callithrix*, al tití de Goeldi *(Callimico goeldii)*, al tití pigmeo *(Cebuella pygmae)*, el tamarino *Saguinus oedipus*, y entre los Cebidae propiamente dichos, el mono de noche *(Aotus trivirgatus)* y el mono saki *(Pithecia monachus)*. Entre las formas del Viejo Mundo, se da la misma organización básica en los gibones y siamangas.

El tití ceniciento es pequeño en comparación con los restantes primates, con una longitud que va desde los 280 hasta los 400 mm, sin contar la cola, y con un peso comprendido entre los 500 y los 600 g. Prefiere la bóveda del bosque bajo, las malezas y los matorrales, por los que corre y brinca con movimientos rápidos y nerviosos. Ocasionalmente recorre cortas distancias por el suelo. En la Hacienda de Barbascal, Colombia, Mason (1971) halló grupos compuestos por una pareja y uno o dos descendientes inmaduros. Las poblaciones son densas,

y cada familia ocupa un territorio notablemente circular de sólo unos 50 m de diámetro. Los territorios son estrictamente defendidos. En frecuentes ocasiones, y especialmente a principios de la mañana, las familias se encuentran en lugares determinados a lo largo de los confines territoriales, intercambian ostentaciones y se marchan sin establecer un contacto físico significativo.

La cohesión dentro de la familia de los titís es intensa. Los miembros buscan alimento juntos en apretados grupos y entran con frecuencia en contacto físico. El enroscado de las colas, que puede verse en la figura 26-2, es una señal íntima comúnmente intercambiada entre los individuos que descansan juntos. Mason ha descrito la formación de los vínculos sexuales entre individuos puestos juntos en grandes encierros al aire libre. Ambos sexos son cautelosos ante la aproximación de extraños, pero las hembras muestran precauciones más intensas y persistentes. Cuando el vínculo es finalmente conseguido, evidentemente dura toda la vida, siendo la hembra quien muestra señales más pronunciadas de enlace. La rotura del vínculo puede acarrear adversos efectos psicogénicos. Los titís, a diferencia de los ceboides más gregarios y dispersamente organizados, como capuchinos y monos ardilla, se hacen silenciosos y esquivos en cautividad. Sólo una minoría sobreviven más allá de algunas semanas.

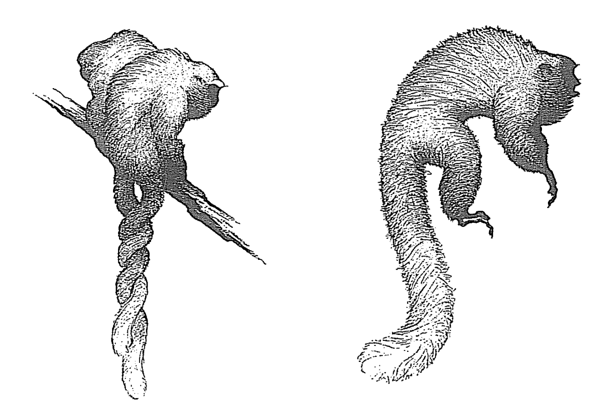


Figura 26-2

Comunicación en el tití ceniciento, un primate con sociedades elementales basadas en estrechos vínculos entre la pareja. A la izquierda, una pareja se enzarza en el enlazado de las colas, forma común de intercambio táctil. El adulto de la derecha adopta una «postura arqueada» extrema, una ostentación agresiva. Las manos se sueltan de donde está posado y cuelgan, los labios sobresalen a medida que se abre la boca, el pelaje se eriza y la cola se ondula, y en ocasiones se agita en sentido longitudinal. La postura arqueada se acompaña a menudo de una diversidad de vocalizaciones. (De Moynihan, 1966.)

El sistema de comunicación del tití es sorprendentemente rico (Moynihan, 1966). Además de señales olorosas y táctiles, se utiliza una amplia gama de ostentaciones visuales. El repertorio acústico es uno de los más diversos que se conocen en el Reino Animal. Para una mera verbalización de las notas básicas de los titís, a punto estuvo Moynihan de agotar el vocabulario: silbidos, cloqueos, gorjeos, lamentos, notas resonantes, vibraciones, notas descendentes, chirridos, gluguteos y ronroneos. Estos sonidos y otros intermedios son emitidos solos o combinados a partir de otros dos o tres, para producir una encadenación de canciones casi infinita. Las señales se ven aún más caracterizadas por graduaciones en cualidad e intensidad, así como por aparentes variaciones del significado debidas, al menos en parte, a cambios en el contexto. Puede utilizarse más de una frase o canto para expresar lo que evidentemente significa lo mismo, mientras que los elementos se combinan a menudo con toques y ostentaciones visuales. En la figura 26-2 puede verse un ejemplo de ostentación compuesta usado en la defensa territorial y en otros intercambios agresivos.

¿Cuál es la explicación del extenso repertorio de los titís? Moynihan aventura la hipótesis de que es el resultado de un desusadamente angosto y específico «nicho acústico» ocupado por el tití ceniciento. La especie se ve rodeada por aves y otros simios, como capuchinos y monos aulladores, que emiten una gran variedad de vibraciones, cloqueos, silbidos y otros sonidos, que más o menos se parecen a las frases de los titís. Elaborando sus sonidos, y empleándolos de forma redundante y en conjunción con ostentaciones visuales y de otro tipo, los titís pueden restringir en gran medida su canal de comunicación y asegurar la discreción de lo comunicado, incluso en el bosque más ruidoso. Moynihan cree además que el tití ceniciento está sometido a una depredación relativamente escasa. De ser esto cierto, la selección en contra de una comunicación intensa y frecuente se habrá reducido, y el sistema auditivo será libre de buscar su nivel potencial más elevado. Citando a Moynihan, el sistema podría muy bien representar «la máxima elaboración y complejidad que pudiera esperarse de un lenguaje, específico de la especie y presumiblemente 'innato' en gran medida, en circunstancias particularmente favorables». Esta hipótesis presenta un nuevo e interesante desafío, y el caso del tití ceniciento ilustra lo mucho que debemos aprender, sobre el significado de la comunicación en los primates del Nuevo Mundo en general.

EL GIBÓN COMÚN O DE MANOS BLANCAS
(Hylobates lar)

Las seis especies de gibones, así como su pariente próximo, el siamang *(Symphalangus syndactylus)*, son los menores de los grandes antropoides. Sirviendo de ejemplo el gibón de manos blancas, el más común de los miembros del grupo, así como

el mejor estudiado, muestran una notable convergencia en cuanto a comportamiento social, con el tití ceniciento y otros primates monógamos del Nuevo Mundo. El gibón de manos blancas, *Hylobates lar*, puede encontrarse desde Indonesia, hasta el río Mekong, Malasia y Sumatra. Es de hábitos intensamente arborícolas, dependiendo de sus brazos en un 90 % de su locomoción a través de las ramas de los árboles. Prefiere la bóveda de los densos bosques, por donde puede viajar con rapidez de uno a otro árbol. El gibón desciende ocasionalmente a las zonas de matorral bajo durante la alimentación y directamente hacia el suelo para beber en las corrientes, a pesar de que el grueso del líquido lo obtenga de los frutos que come, así como del lamido de las cortezas y hojas después de la lluvia. De acuerdo con su carácter monogámico, los sexos son similares en cuanto a apariencia y tamaño, pesando de 4 a 8 kg en total. Las tropas de gibones defienden territorios de una extensión comprendida entre las 100 y las 120 hectáreas (Ellefson, 1968).

Gran parte de lo que sabemos acerca del comportamiento social de los gibones, aún se debe a los estudios de campo clásicos de C. Ray Carpenter (1940), realizados cerca de Chiengmai, en Tailandia. Este autor montó una expedición en gran escala en vistas a permanecer con los gibones durante un período de varios meses. Empleó equipos de registro para realizar el primer estudio preciso sobre la comunicación vocal de los primates bajo condiciones naturales. Es notable, con propósitos históricos, que uno de los asistentes de Carpenter fuera Sherwood L. Washburn, por aquel entonces estudiante graduado. Washburn entró más tarde en la Facultad de la Universidad de California en Berkeley, donde, independientemente de S. A. Altmann en Harvard y de los científicos del Japanase Monkey Center, él y sus asociados desempeñaron un papel clave en la resurrección de los estudios de campo sobre el comportamiento social de los primates, durante la década de los cincuenta.

Carpenter halló que la sociedad en *Hylobates lar* es idéntica a la familia. Existen de dos a seis miembros, que son la pareja hasta cuatro descendientes. De forma ocasional, un macho de edad también es retenido en el grupo. Los individuos solitarios se encuentran a veces en los bosques. Evidentemente, se trata, o de individuos de edad, o de jóvenes adultos que aún están buscando pareja en los territorios. La familia permanece muy junta, y la dominación es débil o incluso falta por completo. La hembra juega el mismo papel en la defensa del territorio y en el comportamiento sexual anterior al coito (véase también a Bernstein y Schusterman, 1964). La madre cuida a las crías, dejando que se agarren a su vientre cuando son muy jóvenes, amamantándolas y jugando con ellas, y guiándolas cuando empiezan a desplazarse por sí mismas. La relación de los machos con las crías también es intensa. Frecuentemente las inspeccionan, manipulan y asean. Son frecuentes las sesiones de juego, durante las cuales el más joven puede permitirse el lujo de ser el agresor de mentirijillas. Cuando un gibón joven emite una alarma, el macho corre en su ayuda. El macho corta a veces el juego con las crías y jóvenes que se han vuelto demasiado rudos. En un grupo cautivo de gibones de manos oscuras *H. agilis* reunido por Carpenter, un macho solitario permitió que un pequeño lo adoptara. Después transportó al joven en la posición materna durante buena parte del día. Esta observación sugiere que no sólo el cuidado paterno es intenso bajo circunstancias normales, sino que también el macho está preparado para asumir el papel de la madre cuando ésta falta o muere.

El origen de nuevos grupos de gibones nunca ha sido observado en condiciones naturales, pero su curso puede inferirse con seguridad a partir de evidencias circunstanciales. Tal y como Berkson y col. (1971) han puesto de manifiesto, los gibones jóvenes se hacen más agresivos en la pubertad, y los adultos próximos son muy hostiles. Los adultos jóvenes tienden a ser excluidos, especialmente en las sesiones de alimentación. Es probable que, a medida que las relaciones entre padres y adultos jóvenes se hacen más abrasivas, la descendencia se disperse para formar familias por sí misma. Carpenter observó a una de tales parejas que podría hallarse en vías de formar una unión incestuosa, a pesar de que sus sexos y origen pudieran no ser seguros. Permanecieron muy juntos siempre y se apartaban mucho del resto de la familia. Berkson y sus colaboradores observaron la formación de una pareja de entre un grupo de adultos extraños en un confinamiento al aire libre.

La familia de gibones sigue un preciso ciclo cotidiano de actividad que puede resumirse así a partir de los datos de Carpenter en Chiengmai:

1. Amanecer de 5:30 a 6:30: despertar.
2. 6:00-7:30 u 8:00: intercambio de llamadas con familias vecinas de gibones y actividad general.
3. 7:30-8:30 ó 9:00: avance por el territorio.
4. 8:30-11:00: comida.
5. 11:00-11:30: avance hasta un lugar para el descanso del mediodía.
6. 11:30-2:30 ó 3:00: siesta con algunos juegos y otras actividades generales, sobre todo por parte de los jóvenes.
7. 2:30-4:30 ó 5:00: comida y avance por el territorio.
8. 5:00-5:30 ó 6:00: desplazamiento hacia el lugar donde se pasará la noche.
9. 6:00-ocaso: establecimiento para la noche.
10. Ocaso-alba: sueño o al menos, pacífico descanso. Los gibones no construyen nidos, pero seleccionan los árboles con densas copas y con una localización central dentro del territorio como «albergues» que sirven de dormitorio.

La comunicación entre los gibones es frecuente y compleja. El aseo, que se realiza con las manos, pies y dientes, es una parte prominente de la vida social. Los individuos invitan a los otros a asearlos adoptando una postura supina, mientras mantienen sus brazos al nivel de los hombros y cabezas, o por encima de ellos. También emiten característicos gruñidos de invitación que cambian hacia chillidos, acompañados de un recogimiento de las comisuras de los labios, durante los turnos

reales de aseo (Andrew, 1963). Utilizando sus aparatos de registro de sonido, Carpenter distinguió nueve categorías de vocalización en los gibones libres del área de Chiengmai. Los más espectaculares son las célebres llamadas territoriales, que llegan a distancias de kilómetros. Los adultos de ambos sexos, pero especialmente las hembras, emiten series de gritos con inflexión, tono y tempo crecientes. La llamada alcanza un clímax y luego disminuye gradualmente hasta llegar a dos o tres notas más graves. Todo el canto dura de 12 a 22 segundos. Los machos también usan una versión abreviada que incorpora las primeras notas del canto completo, repetidas una y otra vez. Se emplean las mismas vocalizaciones cuando la familia es sorprendida por un cazador o por algún enemigo en potencia. Los gibones emiten una especial llamada de asamblea o búsqueda, cuando se ha separado un miembro del grupo, así como una charla o serie de cloqueos para conducir a los otros durante el avance del grupo. Se emplean aún otras vocalizaciones, posturas correlacionadas y expresiones faciales, durante la salutación, el juego y diversos niveles de amenazas dirigidas hacia los otros miembros del grupo.

EL AULLADOR
(Alouatta villosa)

Los aulladores del género *Alouatta* se cuentan entre los simios mayores y más conspicuos del Nuevo Mundo. *A. villosa*, que puede encontrarse con frecuencia en la literatura con el nombre de *A. palliata*, es la más ampliamente extendida de las cinco especies, encontrándosele desde los bosques costeros de México, pasando por América Central, hasta los bosques de la costa sudamericana del Pacífico, llegando hasta el Ecuador. La especie tiene un interés sociobiológico especial debido a que, un gran nivel de tolerancia individual permite la formación de extensas sociedades de múltiples machos, que puede tener una naturaleza graduada por la edad o no. En este sentido la especie converge con los lémures, así como con los macacos y algunos otros cercopitécidos. Esta especie de aullador y sus congéneres, también son famosos por los intensos coros diurnos mediante los cuales los machos mantienen espaciadas sus tropas. El estudio inaugural sobre la especie, que aún mantiene invariables sus conclusiones básicas, fue realizado por Carpenter (1934, 1965) en Panamá. Importantes datos sobre ecología y comportamiento fueron añadidos por Collias y Southwick (1952), Altmann (1959), Bernstein (1964b), Chivers (1969) y Alison Richard (1970).

Los aulladores de esta especie son los animales más impresionantes de los bosques tropicales americanos. Con más de 5 kg de peso, los adultos son robustos, con la cabeza implantada algo baja y hacia adelante de los hombros, lo que les confiere una apariencia jorobada. Un largo pelaje negro cubre todo el cuerpo, excepto el rostro intensamente pigmentado y las palmas de manos y pies. La laringe es amplia en parte por la especialización en llamadas a larga distancia. Hay un marcado dimorfismo sexual. Los machos son un 30 % más pesados que las hembras y sus engrosamientos laringeales mayores y cubiertos de vello.

Los grupos que forma esta especie son populosos en comparación con los restantes primates. En 1932-33, cuando la población de la isla de Barro Colorado estudiada por Carpenter, se hallaba próxima a la saturación o ya en ella, los grupos contenían de 4 a 35 miembros, con un número medio de 18 individuos, distribuidos de acuerdo con el sexo y la edad de la siguiente forma: 3 machos adultos, 8 hembras adultas, 4 jóvenes y 3 crías. Al principio de la década de los cincuenta, después de una desastrosa epizootia de fiebre amarilla, el tamaño medio del grupo había descendido, mientras que la media de machos adultos había bajado hasta cerca de 1. Diez años después, se habían restablecido la población y la distribución original sexo-edad en su mayor parte. Así pues, nos hallamos ante la extraña circunstancia de una especie que parece alternar organizaciones de múltiples machos y de uno solo, de acuerdo con la densidad de toda la población. Los machos solitarios se encuentran de forma ocasional en las copas de los árboles, evidentemente en el proceso de transferencia de uno a otro grupo. Siguen a las tropas durante días, aceptando amenazas y rechazos, hasta que finalmente son aceptados. El proceso de multiplicación del grupo se desconoce, pero probablemente consista en una fisión elemental.

Las tropas de aulladores son territoriales, pero el método con que se excluyen entre sí no es convencional. Cada día, a frecuentes intervalos pero especialmente a principios de la mañana, los machos de tropas vecinas se gritan. Estos estruendosos sonidos son los más intensos producidos por cualquier animal de los bosques de América tropical, pudiéndose oír a un kilómetro o más. Aparentemente bastan para mantener el espaciado entre tropas. Chivers observó un incremento de las llamadas entre tropas, a medida que se acercaban durante las cotidianas incursiones en busca de alimento, seguido de un recogimiento mutuo y de un descenso en la vocalización. Debido a que las tropas no se encuentran en los límites territoriales para amenazarse y luchar al estilo de los titís cenicientos, sus áreas de actividad se solapan hasta cierto punto. Sin embargo, tal y como Collias, Southwick y Chivers han documentado, la imbricación decrece a medida que aumenta la densidad de población. Después de la epizootia, la imbricación era extensa. A medida que la densidad se recuperó, disminuyó el solapamiento hasta que no fue superior que en las especies que defienden sus límites territoriales mediante una abierta agresión. El método es muy efectivo, aunque un poco duro a los oídos de los observadores humanos.

Los conflictos entre tropas son raros. Se señalan enseñando los dientes y con vocalizaciones como de parloteo, casi nunca desembocando en peleas. La agresión es especialmente rara entre las hembras; un observador puede invertir cientos de horas sin ver ni un solo episodio de abierta hostilidad. Los órdenes de dominación, en correspondencia, están débilmente definidos. Por esta razón, y por las dificultades en la deter-

minación de la edad real de los adultos, aún no se ha establecido si las tropas están graduadas por la edad de un macho, con un individuo dominante que controle a los animales más jóvenes, o si las tropas contienen múltiples machos de elevado rango (J. F. Eisenberg, comunicación personal). La última alternativa parece más probable basándonos en evidencias a primera vista. Los machos cooperan mucho en la defensa de los jóvenes, y comparten a las hembras en estro sin señales de hostilidad.

El aloaseo es raro. Esta estadística apoya la hipótesis general de que el comportamiento funciona en gran medida como un mecanismo de conciliación, por lo que entre las especies de primates, cuanto menos agresivamente organizada esté una sociedad, menos necesitarán sus miembros asearse entre sí (véase el capítulo 9). La comunicación dentro de las tropas es primariamente vocal. Los ritos territoriales de los machos, conjuntamente con los ladridos de las hembras, parecidos a los de los perros terriers, también se emplean como señales de advertencia ante la aproximación de un ser humano o de un depredador mayor. El repertorio restante es comparable en cuanto a riqueza, con los de la mayoría de otros primates del Nuevo Mundo. Se emplean sonidos especiales para conducir los avances a través de los árboles, para dirigir la atención de la tropa hacia situaciones extrañas, y para invitar al juego y orientarlo. Las crías gritan en demanda de ayuda al perderse, y la madre gime de una característica forma cuando su pequeño cae o se separa de ella.

EL LÉMUR DE COLA ANILLADA
(Lemur catta)

Los auténticos lémures comprenden cinco especies del género *Lemur*, en Madagascar, y representan el pináculo de la evolución social dentro de los prosimios. Como tales, proporcionan un experimento natural separado, que puede compararse con el alcance de grados evolutivos superiores en ceboides y cercopitecoides. Alison Jolly, el cronista del lémur de cola anillada, describe su apariencia general de la siguiente forma. «Su pelaje es de un brillante gris pálido, su rostro una máscara blanca y negra, su cola está anillada con alrededor de catorce círculos blancos y negros. Su blanca piel puede verse en nariz, palmas, plantas y genitales. La primera impresión que ofrece una tropa de *L. catta* es la de una serie de colas balanceándose rectas y hacia abajo entre las ramas, como enormes orugas vellosas y listadas. Luego, con dificultad, se reúnen las manchas de luz y oscuridad en un conjunto de grises y curvados lomos, de rostros moteados de blanco y negro y de ojos ambarinos. En estos momentos, si la tropa no conoce al visitante, ya está con los miembros chasqueando la lengua, y primero uno y luego un coro, empiezan a aclamarlos con agudos y agresivos ladridos. La tropa puede ladrar y chasquear la lengua al unísono durante una hora, con los ladridos soprano de veinte pequeños terriers malcriados». Estos animales muestran solo el más pequeño dimorfismo sexual, siendo los adultos machos algo más pesados en cuanto a cabeza y hombros que las hembras. Los observadores también encuentran dificultades para identificar a los individuos, en contraste con antropoides y los mayores cercopitecoides, que exhiben marcadas variaciones individuales.

Lemur catta habita en galerías secas y bosques mixtos de hoja caduca, al oeste y al sur de Madagascar. Es el miembro más terrestre del género invirtiendo hasta el 20 % del tiempo en el suelo, lo que significa cuatro veces más que el ecológicamente similar sifaka *(Propithecus verreauxi)* y casi tanto como los babuinos «terrestres». Pero jamás se aleja demasiado de los árboles, a los que salta a la menor alarma. El lémur es exclusivamente vegetariano, alimentándose de hojas, frutos y semillas de diversas especies de árboles, así como de unas pocas plantas del suelo. Obedece a un estricto ciclo de actividad diurna. La tropa empieza a bullir antes del amanecer. Nunca después de las 8:30, dependiendo el momento de la temperatura y de las condiciones atmosféricas, entra en un período de aloaseo, comida y viaje. Por lo común hay dos largas progresiones durante la mañana, conduciendo la primera a los territorios de alimentación en zonas bajas de vegetación, y la segunda al punto de la siesta del mediodía. Después de más vagabundeos y comidas por la tarde, la tropa regresa a los árboles donde hallan alimento. Hay una tendencia a cubrir las mismas rutas durante tres o cuatro días sucesivos, dirigiéndose luego a una parte distinta del área de actividad.

Al igual que *Alouatta villosa* de la isla de Barro Colorado, la población de lémures de Jolly en la reserva de Berenty cambiaba marcadamente en cuanto a composición del grupo y a ocupación territorial, a través de un período de varios años. En 1963-64 había dos tropas, compuestas por 21 y 24 individuos respectivamente. Los machos y hembras adultos eran igualmente numerosos, y su población total se veía aproximadamente igualada por los números combinados de jóvenes y de crías. Dos o más machos subordinados formaban el «Club de los Zánganos». Seguían la pista del grupo durante los avances y tendían a comer y dormir siestas por cuenta propia. Las tropas se evitaban constantemente entre sí y ocupaban distribuciones en gran parte exclusivas. Las peleas eran raras. En 1970, la misma población se había dividido en cuatro tropas, con una media de miembros totales de 11 adultos y jóvenes. Ahora, las áreas de actividad se solapaban ampliamente, y los lugares de alimentación y bebida se compartían según un plan horario. Los contactos y las luchas eran mucho más frecuentes, mientras que los machos subordinados y zánganos se quedaban tan atrás que a menudo se perdían de vista. Jolly (1972b) cree que esto se debía a uno o más años malos que restringieron el número de lugares utilizables, forzando la unión de las tropas. Sin embargo, la subdivisión observada de las tropas no puede explicarse con facilidad de esta forma.

La sociedad de los lémures está organizada de una forma agresiva. Los intercambios van desde simples amenazas visuales y manotazos, hasta peleas en toda regla, durante las cuales los animales a veces se hieren entre sí debido a los largos cuchi-

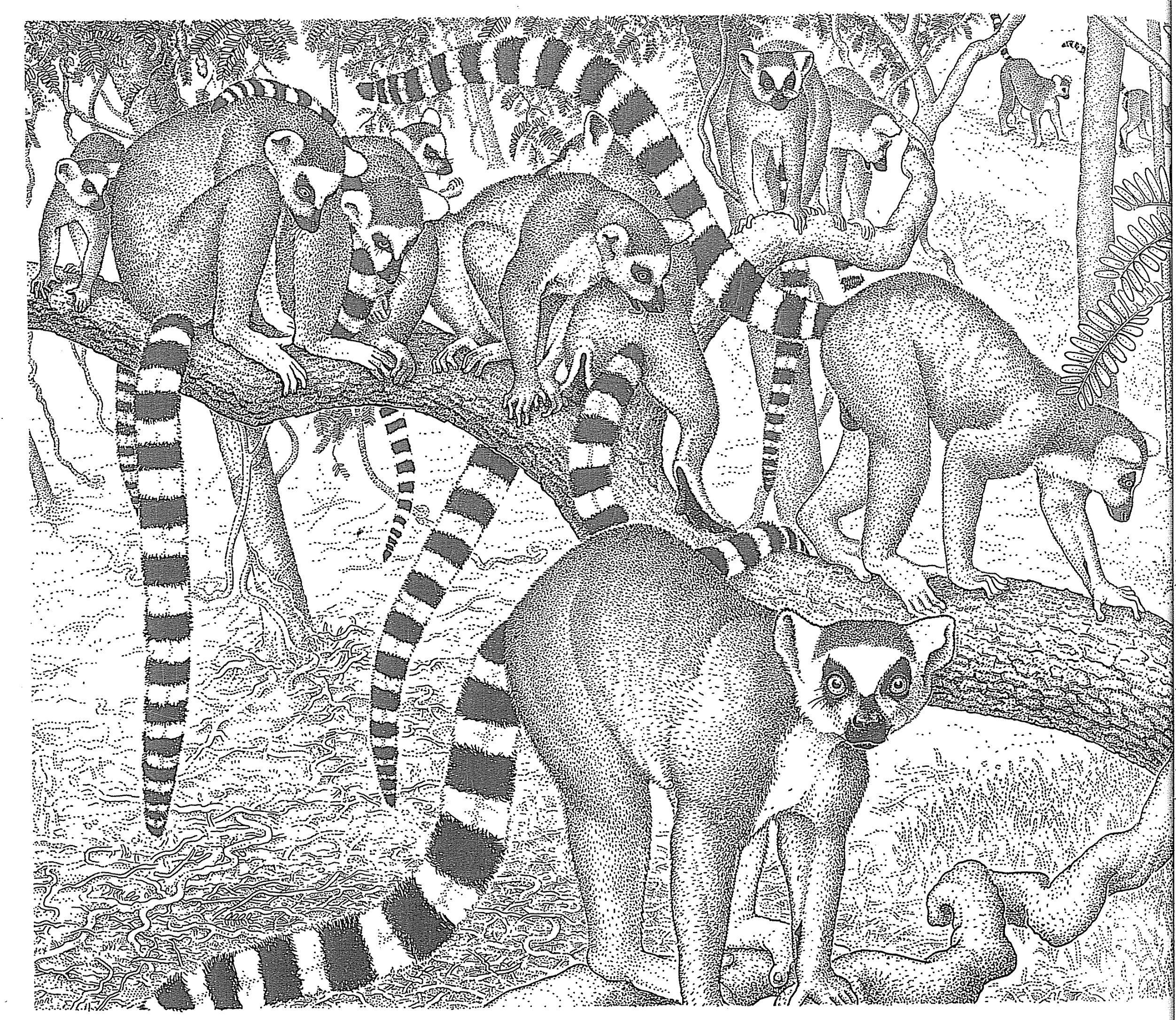
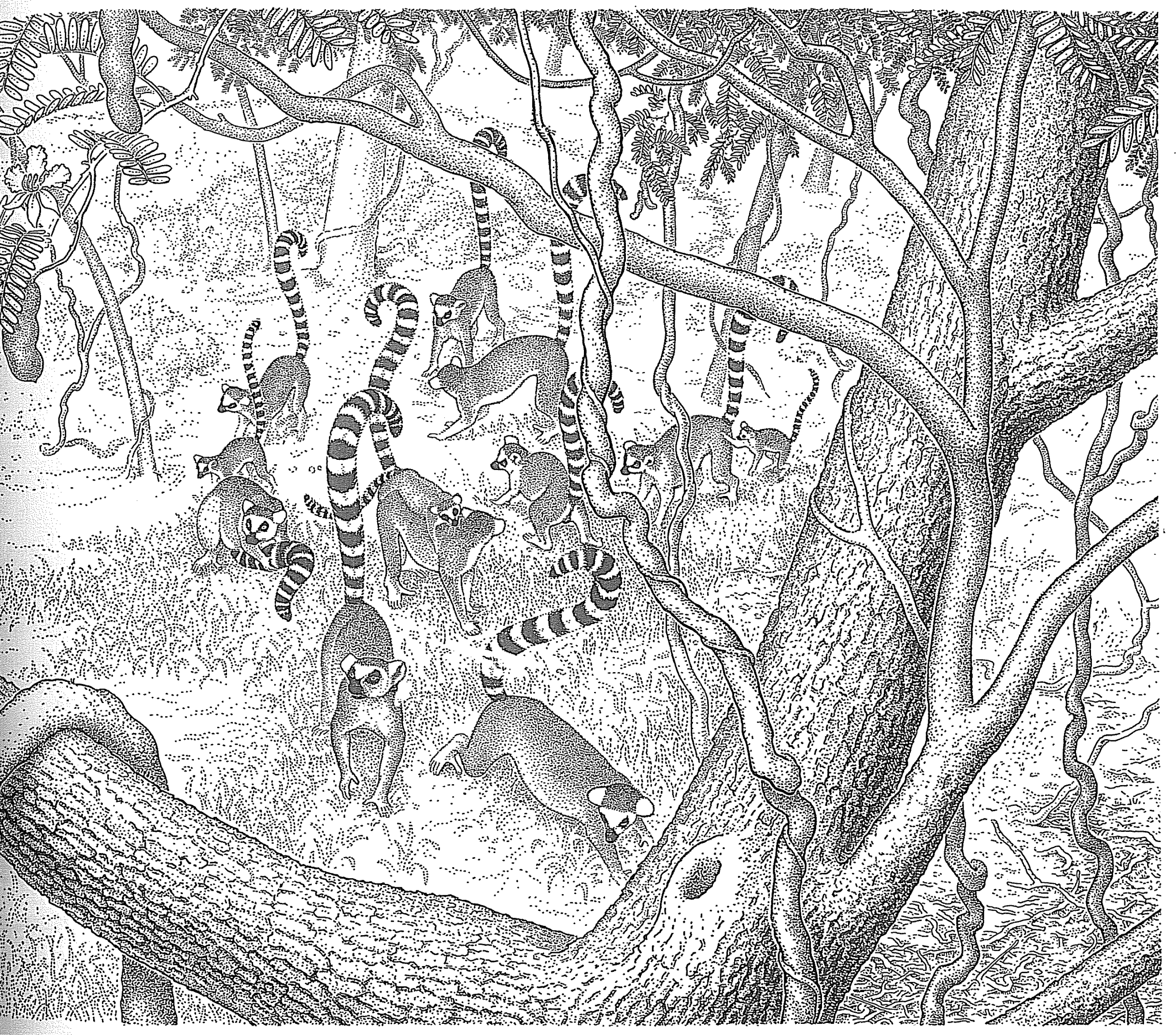


Figura 26-3

Encuentro de dos tropas de lémures de cola anillada en la Reserva Berenty, de Madagascar. El hábitat es un bosque al lado del río, dominado en primer plano por un gran tamarindo (Tamarindus indica). *La tropa arborícola de la izquierda entra en actividad después de la siesta del mediodía. Un macho se enfrenta al observador amenazante, mostrando su glándula antebraquial en la parte interna del antebrazo izquierdo. Un segundo macho detrás suyo empieza a descender del tronco del árbol en dirección a la otra tropa. Directamente detrás de él, dos adultos se asean mutuamente, mientras que otros miembros permanecen agrupados descansando o en los primeros momentos después de alzarse. La tropa en el suelo ha empezado su avance de la tarde hacia*



un lugar donde comer. Dos adultos de la izquierda y al frente, han avistado al grupo del árbol y están ladrando y mirando fijamente en su dirección. Uno de ellos, un macho, frota su cola por las glándulas antebraquiales en preparación de una ostentación hostil. Está presto a una lucha olorosa, durante la cual la cola será agitada en sentido longitudinal para esparcir el aroma hacia sus oponentes. Muy hacia la retaguardia y en el centro de este grabado, dos machos subordinados del «Club de los Zánganos» siguen el rastro de la segunda tropa. (Dibujo de Sarah Landry; basado en los datos de Alison Jolly, 1966 y comunicación personal.)

llazos descendentes con los caninos. Las hembras adultas dominan sobre los machos adultos, todo lo contrario de lo que sucede en los primates de forma casi universal. La jerarquía femenina es vaga y, al menos de forma parcial, no transitiva, mientras que la de los machos es estrictamente lineal. La agresión entre estos últimos alcanza su fase máxima durante la época de celo en abril. Singularmente, la dominación de los machos no parece tener influencia en el acceso a las hembras en estro. Jolly vio a una hembra copulando con tres machos, uno después de otro, mientras que un macho subordinado intervino en tres de seis apareamientos observados. Quizás la dominación determine qué machos permanezcan con la tropa durante largos períodos de tiempo, y cuáles consigan estar cerca de ella durante la breve época de celo. El liderazgo está divorciado de la dominación. Durante el avance del grupo, primero un adulto y luego otro toman la vanguardia. Ocasionalmente, la tropa se escinde en fracciones que se mueven en distintas direcciones, hasta que por fin algún miembro empieza a maullar con intensidad, señal que vuelve a reunir a los lémures.

Lemur catta se parece a los monos y simios del Viejo Mundo en algunos aspectos de su sistema de comunicación, mientras que difiere espectacularmente en otros. El juego está bien desarrollado y consiste en gran medida en agresiones amistosas entre jóvenes. El aseo también es una forma prominente de interacción, pero se caracteriza por ser mutuo entre las parejas y no estar relacionado con ninguna forma obvia de rango. La comunicación química está mucho más desarrollada que en los monos y en los simios y se emplea principalmente durante los encuentros agresivos. Tanto las hembras como los machos señalizan ramas pequeñas y verticales con secreciones genitales. Sobre sus manos, asiéndose a la rama con los pies tan alto como les sea posible, frotan sus genitales en cortos golpes. Los machos también emplean el marcado con las palmas de las manos, esparciendo una secreción olorosa por las ramas frotando las superficies con sus antebrazos y manos. Las glándulas braquiales, en lo alto del tórax de los machos, y conspicuas glándulas de los antebrazos, también producen sustancias olorosas (véase la figura 26-3). Los machos unen las glándulas de los antebrazos con las del pecho, en lo que parece ser un mezclador de ambas secreciones. Durante los encuentros agresivos, la cola es repetidamente empujada por los antebrazos y agitada en el aire de forma que esparza el olor hacia los oponentes. Los encuentros en toda regla entre machos se acompañan de una acumulación de señales químicas, visuales y vocales. Usualmente se inician mediante la transferencia de secreciones a la cola, conduciendo a veces a espectaculares «luchas olorosas»:

Al mismo tiempo que el lémur se encara con otro animal, desliza su labio superior hacia adelante y abajo, con lo que cubre los extremos de sus caninos y hace sobresalir y descender de alguna forma su mandíbula inferior. Esto proporciona a la parte frontal del hocico del lémur una apariencia cuadrada y perruna, con dos labios bajos y brillantes, pero tensos y no caídos como los de los perros. Esta expresión probablemente enseñe las ventanas nasales. Puede chillar o ronronear mientras señaliza con la cola. Luego se pone a cuatro patas con la cola arqueada por encima del lomo, situando el extremo justamente sobre la cabeza. Agita violentamente la cola según un plano vertical, haciendo avanzar el olor. El balanceo de la cola siempre se dirige hacia otro animal que puede estar justamente enfrente, o a más de 3 m de distancia... La lucha olorosa está compuesta por largas series de señalizaciones palmares, señalizaciones caudales y agitaciones de la cola dirigidas hacia cada uno de los contendientes. Los animales permanecen apartados de 3 a 10 m. Primero marca uno, y luego el otro, con pausas intermedias. Ocasionalmente, ambos agitan la cola de forma simultánea, con los lomos arqueados y las colas reflejándose como en un escudo heráldico. El macho más agresivo se mueve progresivamente hacia adelante, y el otro se retira, a pesar de que a menudo no se acerquen lo bastante como para alcanzarse de un brinco. (Jolly, 1966.)

Lo que queda del repertorio de los lémures se compone de ostentaciones vocales, con una rica mezcla de señales visuales. Las categorías funcionales son comparables a las de ceboides y cercopitecoides, pero muchas de las ostentaciones específicas tienen toda la apariencia de haber evolucionado de forma independiente.

EL PAPIÓN SAGRADO O PAPIÓN HAMADRÍAS
(Papio hamadryas)

El papión sagrado es un cercopitecoide grande, diurno y casi exclusivamente terrestre. Puede hallarse a través de las áridas sabanas de acacias y herbazales de la región que rodea a la salida del Mar Rojo, este de Abisinia, sur de Somalia y sudoeste de Arabia. Debido a que los papiones hamadrías se hibridizan mucho con los babuinos anubis, hay algunas dudas acerca de cuándo tienen realmente el status de auténtica especie *(Papio hamadryas)*, o constituyen meramente una subespecie local *(Papio papio hamadryas)* de una especie unificada de babuinos. La primera designación aún parece la más prudente, especialmente en vistas a los intensos rasgos morfológicos que distinguen a este animal. El rostro es de un rosado color carne, en lugar de negro, como en el resto de babuinos. Los machos son dos veces mayores que las hembras, haciendo su apariencia aún más espectacular las grandes crines de rizado pelo gris. Este dimorfismo se relaciona con el rasgo de los papiones hamadrías, que otorga a la especie un interés único: la extremada dominación de los machos adultos sobre las hembras, que son perceptiblemente mantenidas en un permanente harén. Esta relación ejerce una influencia sobre virtualmente todos los restantes aspectos de la organización social.

La sociobiología de los papiones hamadrías ha sido esmeradamente documentada por Hans Kummer, a lo largo de un período de 15 años, primero con animales cautivos y luego en los campos de Etiopía (véase especialmente a Kummer, 1968, 1971). La especie es totalmente social. Sólo un individuo solitario, un macho adulto, fue visto durante meses de observación de una sustancial parte de la distribución de la especie. Las

peculiaridades de la organización de los papiones hamadrías pueden comprenderse mejor comparándolos con el sistema más «convencional» de otras especies de babuinos. La unidad básica en *Papio anubis*, como demostraran DeVore, Hall y otros, es el *grupo*, conjunto de múltiples machos, y hembras y descendientes. Aparte de las madres y de quienes dependan de ellas, no existe ningún otro nivel distinto de organización, al menos en la población de la sabana. Los machos están organizados según jerarquías de dominación. El grupo se rige por una «jerarquía central» de machos dominantes que cooperan en la defensa y en el control de los subordinados. El acceso a las hembras está determinado en gran medida por el rango, y la posesión se limita mayormente al tiempo del estro. En contraste, los papiones hamadrías machos mantienen una permanente posesión de las hembras, y las sociedades están organizadas en tres niveles. El elemento básico social es la unidad *de un macho*, consistente en un macho maduro y el harén de hembras permanentemente asociadas con él. Un limitado número de unidades de un macho se combinan según una *banda*, cuyos miembros permanecen juntos durante una parte de las expediciones en busca de comida y cooperan en la defensa de los hallazgos de comida contra otras bandas. Las bandas, a su vez, se reúnen en los acantilados para dormir y pasar la noche de una forma más o menos amigable. Esta unidad durmiente, la tropa, contiene hasta 750 individuos en regiones donde los refugios disponibles son escasos, y 12 donde son comunes. Finalmente, los machos solteros, que constituyen alrededor del 20 % de la población, forman pequeñas bandas propias.

Los harenes contienen desde una hasta diez hembras adultas. En su apogeo físico, la mayoría de machos controlan de dos a cinco de estas consortes adultas. La relación es con mucho la más «sexista» que se conoce en todos los primates. El macho agrupa a las hembras, sin dejar que se alejen demasiado, asociarse con extraños o luchar demasiado vigorosamente entre sí. Él emplea formas de agresión que van desde una simple y hostil mirada o manotazo, hasta un bocado en el cuello (véase la figura 26-4). La hembra castigada corre hacia el macho como respuesta. Los siguientes tres episodios del protocolo de Kummer en 1968 son típicos:

> Se inicia una pelea en el acantilado-dormitorio. Tan pronto como empieza, Smoke va a ver, avanza con rapidez hacia sus hembras y las golpea suavemente en la cabeza con su mano.
>
> Un macho, durante la marcha diaria, mira hacia atrás buscando a una de sus hembras en estro. Cuando aparece desde la retaguardia por detrás de una pequeña colina, arremete hacia ella. Emitiendo una tos en staccato, ella corre hacia él.
>
> Un macho, recién llegado al acantilado-dormitorio, se vuelve de improviso y recorre 30 m hacia atrás a lo largo de la columna en marcha. Una hembra adulta, desde el lugar más apartado, corre hacia él y recibe un mordisco en la parte trasera del cuello. Aullando, sigue al macho hasta el acantilado-dormitorio, donde las otras hembras están esperando.

Tales acontecimientos se producen a intervalos frecuentes. Las hembras también son agresivas entre sí. Una de ellas jamás se enfrenta a una rival, a no ser que el macho esté cerca. Como resultado, el macho invariablemente ayuda a una u a otra. El acierto de esta táctica de «amenaza protegida» es el acceso al macho. Las peleas son especialmente intensas cuando dos rivales intentan asearlo al mismo tiempo.

Ya que los machos secuestran a sus harenes con tanto celo, también son responsables de la mayoría de interacciones con otras unidades de papiones. Los machos conductores jóvenes tienden a iniciar el movimiento de la banda marchándose con sus familias a remolque. Los machos conductores más viejos, o los siguen o permanecen en el lugar, y sus actos deciden la conducta a seguir por toda la banda. Cuando se preparan para cambiar de posición, los machos se lo notifican entre sí con gestos especiales. Las luchas entre las bandas también son dirigidas por los machos. Consisten casi por entero en una espectacular jactancia, durante la cual los oponentes se cercan entre sí con las fauces abiertas y dan manotazos veloces a un lado y otro. El análisis de las películas demuestra que, a pesar de las apariencias, el contacto físico raras veces se produce. Sólo cuando un macho da la vuelta y escapa puede recibir un arañazo en la región anal. Las peleas también finalizan cuando un animal gira la cabeza para exponer la parte lateral del cuello. Esta rendición ritual detiene la agresión del vencedor de forma instantánea.

Es notable que frente a todos estos celos y enojos, algunos machos preponderantes toleran la presencia de un macho seguidor. La unión empieza cuando un macho subadulto se asocia con una hembra en estro del harén. El macho preponderante no sólo tolera esta intrusión, sino que además permite que el más joven copule con las hembras. Pronto el macho subadulto acepta al mayor como líder, corriendo hacia él como una hembra cuando es amenazado y siguiendo a la unidad hasta los lugares de alimentación. En esta etapa, muestra la primera y rudimentaria tendencia hacia la formación de un harén propio, secuestrando a los machos y hembras jóvenes y reteniéndolos por períodos de hasta 30 minutos. A medida que madura, cesa de prestar atención a las hembras del macho preponderante y empieza a adoptar y a servir de madre a hembras jóvenes propias. Así se forman lazos sexuales y se mantienen mediante agresiones disciplinarias, mucho antes de que se intente la cópula. Ahora ambos machos, cada uno con su propio harén, constituyen un equipo. A medida que se debilita el individuo más viejo, sus parejas se van y el harén se empequeñece, pero aún puede contar con la cooperación y el apoyo de su compañero más joven. No se sabe aún si el macho seguidor es de ordinario un pariente, o quizás incluso un hijo, o un extraño. Los harenes también son formados a menudo por machos adultos jóvenes que trabajan en soledad para adoptar hembras jóvenes.

El extremado sistema de poliginia que desarrollan los papiones hamadrías, representante de la extensión de una tendencia ya evidente en otros babuinos, requiere una explicación

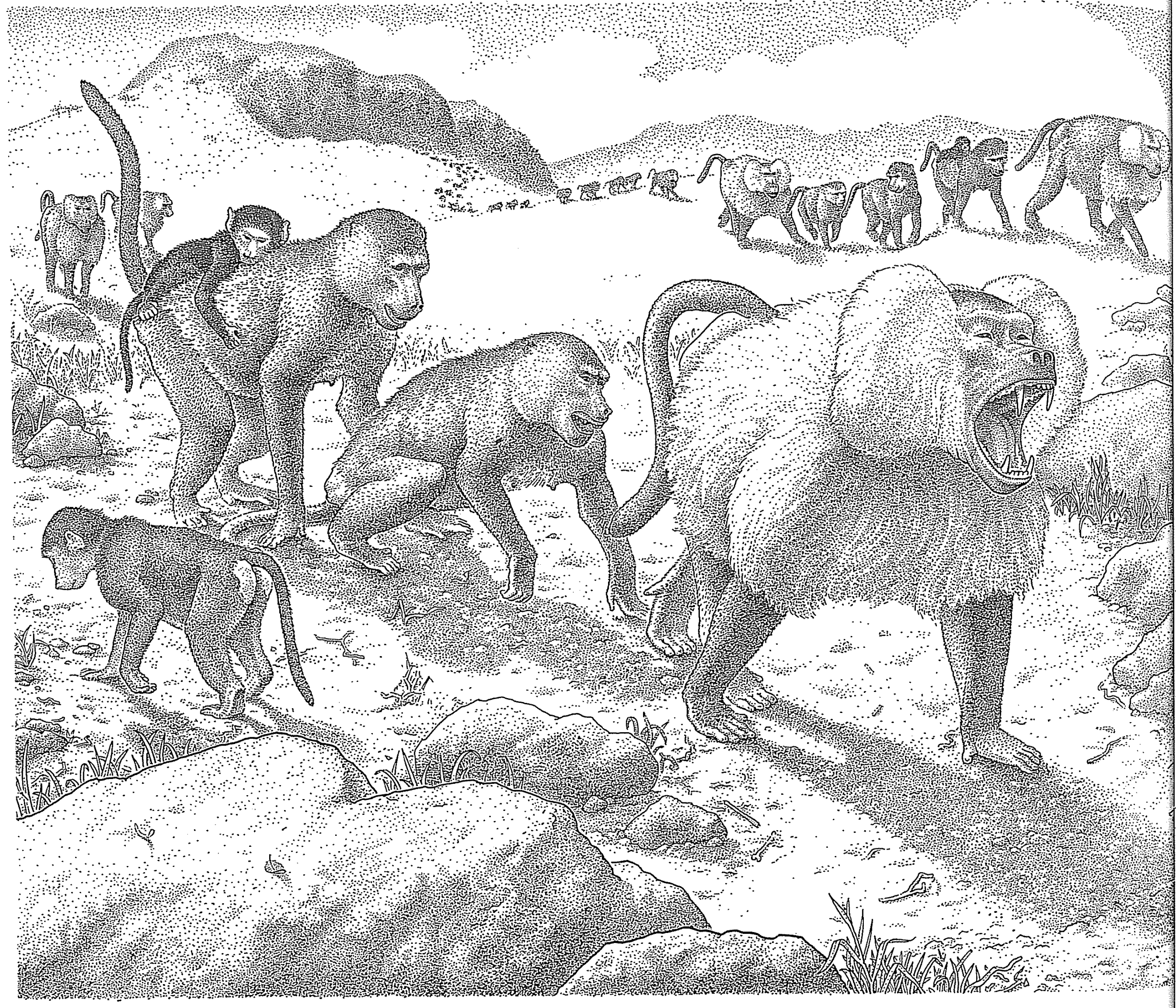
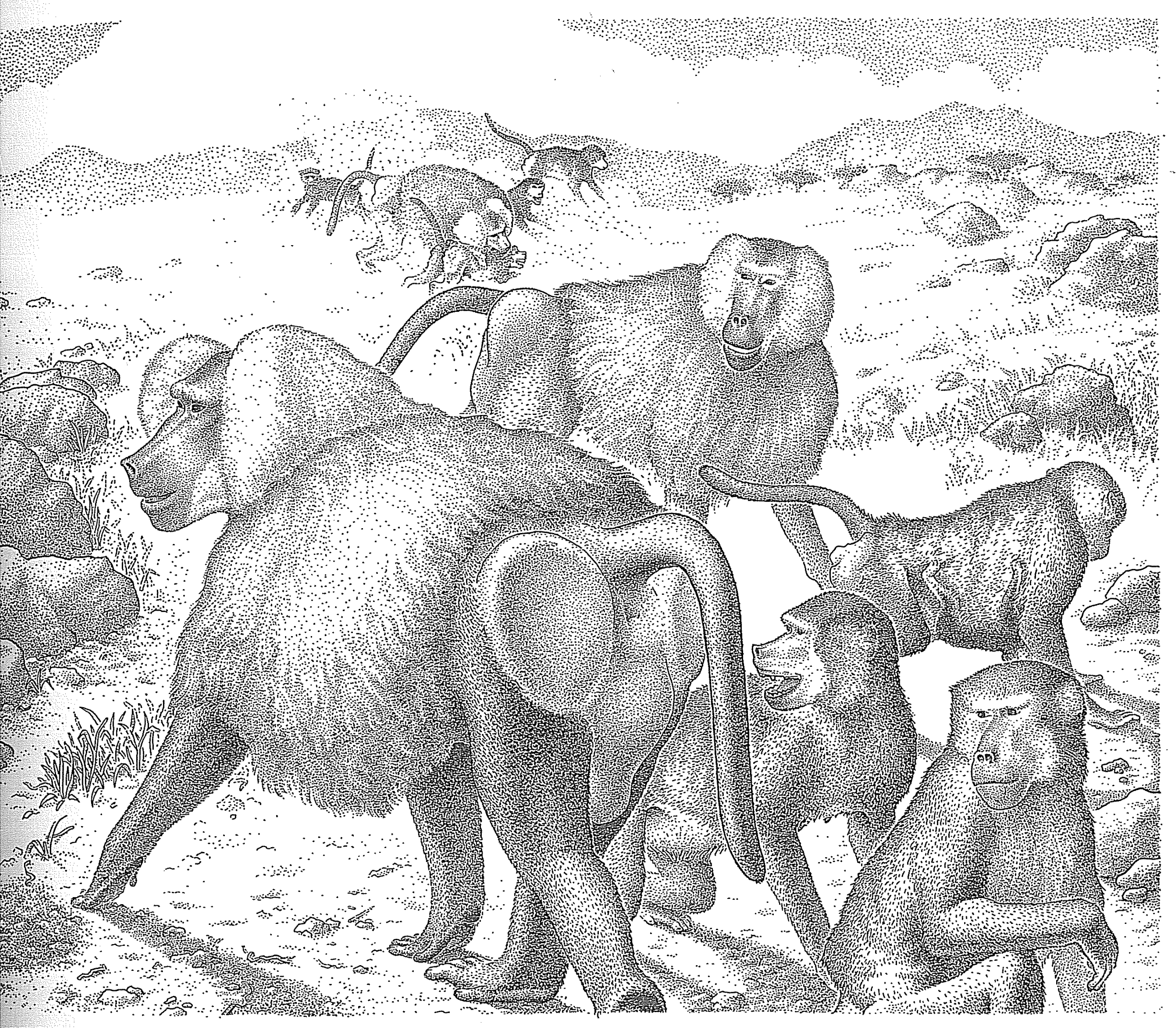


Figura 26-4

Comportamiento social del papión hamadrías. La escena se desarrolla en un árido herbazal de la llanura del Danakil, cerca de las faldas bajas de las montañas de Ahmar, que pueden verse a lo largo del horizonte. A primera hora de la mañana, una gran tropa de papiones parte del acantilado comunal que sirve de dormitorio (al fondo a la izquierda), y se dirige hacia los lugares de alimentación y abrevaderos.

La procesión está empezando a escindirse en unidades sociales básicas, que consisten en machos individuales y sus harenes de hembras con la descendencia. Las interacciones agresivas son frecuentes y animadas. Los dos machos en primer plano se amenazan, adoptando el primero una postura hostil, mientras que su oponente responde con una ostentación más intensa con la boca abierta. Este intercambio podría conducir hacia una pelea ritual, con unos rápidos boxeo y esgrima



con las fauces. Las hembras situadas directamente detrás de los machos se acurrucan, ponen cara de temor y chillan; de todas formas, permanecen fuera del conflicto. A unos 2 m por detrás del macho de la derecha, un macho seguidor más joven observa el intercambio. A pesar de formar equipo con el macho prepotente y de haber intentado conseguir un harén propio bajo la protección de su compañero de más edad, no es probable que se inmiscuya en la pelea. Directamente a sus espaldas, otro macho prepotente muerde el cuello de una de sus hembras, como castigo por haberse alejado demasiado. Su respuesta será la de acercarse más a él corriendo. En el extremo izquierdo, a la retaguardia de la madre que transporta a una joven cría, dos machos jóvenes solteros se mueven a lo largo de la procesión según una formación social propia. (Dibujo de Sarah Landry, basado en Kummer, 1968 y comunicación personal.)

ecológica. Kummer (1971) ha interpretado la estructura social como una adaptación a los recursos alimentarios irregulares e impredecibles de las zonas etíopes semidesérticas. El principio de fusión-fisión, según el cual los babuinos forman grupos de alimentación de todos los tamaños, desde los agrupamientos de bandas hasta las unidades de un solo macho, permite una explotación más completa de las zonas de alimentación, las cuales varían mucho en cuanto a extensión de un lugar a otro y día a día. El concepto de Kummer sobre este mecanismo parece ser cierto por lejos que se vaya. Pero si nos preguntamos porqué los harenes permanentes forman parte del sistema, no obtendremos respuesta de la explicación ecológica. Es necesario volver a una teoría más básica del tipo desarrollado en el capítulo 15. El modelo de Orians-Verner no puede aplicarse, pues los territorios de alimentación no son mantenidos por los babuinos. La inaplicabilidad de la hipótesis se ve aún más apoyada por el hecho de que, los extensos procedimientos de adopción mediante los que forman los harenes, reducen las oportunidades de elección de la hembra. Además, la energía invertida en la adquisición de los harenes es tan extraordinariamente elevada, que las hembras deben ser un recurso limitante en la multiplicación de los machos. ¿Cómo puede darse este caso en un ambiente con recursos alimentarios desusadamente pobres? La respuesta podría residir en la forma de fluctuación del suministro alimentario, en lugar de en su cantidad media. Kummer ha apuntado que en los babuinos anubis, totas y langures indios, la superior proporción de hembras sobre machos dentro de los grupos, se da en poblaciones que ocupan ambientes con las mayores fluctuaciones en la disponibilidad de alimento. A pesar de que los datos sean aún insuficientes, parece probable que tales poblaciones oscilarían más de tamaño de controlarse por períodos de años. En otras palabras, atraviesan con más frecuencia episodios de precipitada disminución, seguidos de un rápido crecimiento temporal de la población. De ser este realmente el caso, puede esperarse que las hembras funcionen como un recurso limitante durante las buenas épocas, por lo que una cantidad moderada de esfuerzo reproductor redundará en un gran aumento de la eficacia personal.

EL GORILA DE MONTAÑA
(Gorilla gorilla beringei)

El gorila llama la atención debido a que es el mayor de los primates, alcanzando los machos más desarrollados una altura de casi dos metros, y un peso de 180 kg o más. Pero este «amistoso vegetariano», como lo ha calificado George Schaller, presenta unas peculiaridades sociobiológicas que lo harían merecedor de atención incluso si fuera un alfeñique. El gorila es una especie de antropoide organizado en tropas masculinas graduadas por la edad. Su vida social también es una de las más apacibles de todos los primates superiores. A pesar de que los grupos sean cohesivos y sigan estrictamente los movimientos mutuos, el comportamiento de dominación es muy suave, faltando casi por completo la agresión abierta. El espaciado territorial, o falta, o es extremadamente sutil y errático, mientras que el comportamiento sexual es tan raro, que sólo ha sido observado en la naturaleza un puñado de veces.

La especie está formada por poblaciones aisladas esparcidas a través de África Ecuatorial. La parte más oriental de su distribución está ocupada por gorilas que se distinguen por un pelaje más largo, así como por un superior desarrollo de la zona canosa de la espalda en los machos. Se denotan colectivamente como la subespecie *Gorilla g. beringei*, o por la denominación vernácula de gorilas de montaña. Su distribución cubre los volcanes de Virunga y el distrito del monte Kahuzi, que incluye a las montañas septentrionales y occidentales del lago Kivu, así como las tierras bajas que lo circundan. Los gorilas son sorprendentemente adaptables, medrando en diversos hábitats, desde el bosque bajo lluvioso hasta los espesos bosques de bambú, zonas pobladas de *Hagenia*, y las matas de *Lobelia-Senecio* de las altas montañas. Se han observado tropas ascendiendo por los bosques montañosos a alturas de hasta 4115 m, donde las temperaturas descienden por debajo del punto de congelación cada noche. El denominador común es la preferencia por los ambientes húmedos y la vegetación baja y fresca. A menores alturas, prefieren el crecimiento secundario al bosque primario, lo que les lleva a frecuentes contactos con los seres humanos.

Los gorilas son exclusivamente diurnos. Al igual que sus aliados filogenéticamente más próximos, los chimpancés, construyen nidos arbóreos donde pasan la noche. También son vegetarianos totales, comiendo hojas, flores, frutos, retoños y cortezas de muchos tipos de plantas. Entre los árboles del género *Hagenia* de las tierras altas orientales, están rodeados de una fuente de alimentos virtualmente inagotable. Durante la estación en que crece el bambú, los gorilas suplementan su dieta con grandes cantidades de brotes. A pesar de tener repetidas oportunidades en la naturaleza para alimentarse con materias animales, tales como colonias de termes y restos de aves y pequeños antílopes, no existen pruebas de que lo hayan hecho jamás. Pero curiosamente, los gorilas aceptan carne en cautividad.

El trabajo clave sobre los gorilas salvajes de las montañas fue publicado por Schaller (1963, 1965a, b). Un nuevo e incluso más prolongado estudio de Dian Fossey, ha empezado a añadir una valiosa información suplementaria, pero en el momento de la presente revisión, sólo ha sido tema de un informe preliminar (Fossey, 1972). La organización social de al menos esta población de la especie, está ahora completamente aclarada. El gorila de las montañas vive en grupos de 2 hasta 30 individuos. En los datos del censo total de Schaller, los machos de espalda blanca, es decir, aquellos de unos diez años de edad o más, constituían el 13,1 % de las poblaciones del grupo, los machos de espalda negra (jóvenes adultos) el 9,4 %, las hembras adultas el 34,1 % y las crías y jóvenes el resto. Una tropa «típica» podría contener a un macho de espalda blanca, 0-2 machos de espalda negra, alrededor de una docena

de hembras y un número comparable de individuos inmaduros. Los machos solitarios son relativamente comunes, y Fossey observó una pequeña tropa compuesta exclusivamente de solteros. Cuando se tienen en cuenta estos individuos, la tasa total en la población es de aproximadamente 1 por cada 1,5 hembras. Algunos de los machos solitarios siguen activamente a los grupos, dando la impresión de transitar deliberadamente de un grupo a otro.

Las tropas de gorilas son demográficamente estables y cada una ocupa un área de actividad que cambia sólo ligeramente durante un período de semanas. Las áreas de actividad de los cuatro grupos de Fossey, en las laderas del Monte Visoke, se desplazaron sustancialmente durante dos años, pero aún conservaban constantes alineaciones relativas entre sí. Las áreas de actividad se solapan extensamente, y ni Schaller ni Fossey detectaron señales de defensa territorial. No obstante, está claro que hay algún tipo de espaciado, pues los centros de las áreas de actividad están diseminados a intervalos regulares y no al azar. Los grupos responden de forma impredecible y variable cuando coinciden. Por lo común, los encuentros son pacíficos; los grupos siguen comiendo o avanzando, al tiempo que se observan mutuamente, sin excitaciones visibles, y a veces incluso se mezclan durante algunos minutos. Pero a veces también se producen agresiones y aversiones. Schaller vio al macho dominante de un grupo cargar en silencio sobre el macho dominante del segundo grupo. Ambos permanecieron observándose mutuamente, casi tocándose a veces con las cejas. Ambos grupos se separaron luego, haciéndolo antes que en la mayoría de encuentros. También se notó agresividad abierta en un segundo caso, cuando una hembra, un joven y una cría, ejecutaron incipientes cargas sobre un grupo que se aproximaba. Schaller lanzó la hipótesis de que los miembros de grupos adyacentes se conocen entre sí como individuos, y que buena parte de la variabilidad de las respuestas entre los grupos arranca de encuentros previos recordados por los gorilas. Fossey ha recalcado la importancia de las idiosincrasias personales de los machos dominantes, que controlan los movimientos del grupo. Uno de sus grupos se hallaba bajo el control de Whinny, un macho de espalda blanca cuyo nombre se debía a su incapacidad para vocalizar con propiedad. Cuando Whinny murió, el liderazgo fue asumido por el segundo macho de espalda blanca del grupo, Uncle Bert, quien apretó los tornillos a las actividades del grupo «como un gotoso director de escuela». Si el grupo había aceptado previamente de forma calmada la presencia de Fossey, bajo el mandato de Uncle Bert empezaron los golpeteos torácicos, los vapuleos del follaje, las ocultaciones y otras señales de alarma. El grupo se retiró pronto a un área remota ascendiendo por el Monte Visoke. También se mantuvieron alejados de un grupo masculino que intentaba establecer contacto, comportamiento de evasión que puede contar por sí mismo en el espaciado observado de las áreas de actividad de este caso. Más pruebas sobre el espaciado activo, quizás incluso de la advertencia territorial, son las proporcionadas por las intensas llamadas a gritos del gorila de montaña. Consistentes en una prolongada sucesión de *hú hú hús*, sólo son emitidas por los machos de espalda blanca, y únicamente durante los intercambios con otros grupos o machos solitarios de la vecindad. La distancia entre dos machos de espalda blanca que emiten llamadas, oscila entre 6 metros, hasta un kilómetro o más (Fossey, 1972).

Los gorilas de montaña se organizan según tropas masculinas graduadas por la edad. El centro de cada tropa es el macho de espalda blanca, las hembras y los jóvenes. Los otros machos, ya sean subordinados de espalda blanca o individuos de espalda negra, permanecen en la periferia. A pesar de esta forma de dispersión, y del tiempo general lento de la vida social de los gorilas, los grupos están muy unidos. La acumulación de individuos raramente excede los 70 metros de diámetro y el macho dominante está siempre dentro del fácil rango vocal de los otros miembros de la tropa.

La dominación está bien marcada, pero es de una expresión sutil. El rango está vagamente correlacionado con el tamaño, por lo que el gran macho de espalda blanca se halla por lo común en lo más alto, mientras que los machos algo menores de espalda negra dominan a las hembras y jóvenes. Si se halla presente más de un macho de espalda blanca, la jerarquía es lineal y se ve influenciada por la edad, con los jóvenes y machos de conspicua edad ocupando las posiciones subordinadas. La mayor parte de las interacciones de dominación consisten en un simple reconocimiento de la precedencia. Cuando dos animales se encuentran en un camino estrecho, el subordinado deja expedita la vía; los subordinados también ceden su lugar si se aproximan los superiores. A veces, el animal dominante intimida al subordinado asustándolo. Como máximo, chasquea las mandíbulas o golpea el cuerpo del otro animal con el reverso de la mano. Niveles de agresión más elevados dentro de la tropa son muy raros. Schaller observó a hembras que se agarraban, se gritaban las unas a las otras y se enzarzaban en mordeduras simuladas, pero sin llegar nunca a lesiones visibles. Incluso la agresión dirigida hacia los intrusos es mínima y consta en su mayor parte de baladronadas por parte del macho dominante, que avanza hacia el frente de la tropa. Durante 3000 horas de observación de los gorilas, en el Monte Visoke, Fossey fue tratado con hostilidad menos de 5 minutos, hostilidad de naturaleza totalmente defensiva, no pasando jamás de baladronadas.

El comportamiento sexual es incluso menos conspicuo. Schaller sólo fue testigo de dos cópulas, estando involucrado en ambas un macho de espalda blanca. El aloaseo es mucho menos común que en el chimpancé y la mayoría de otras especies de primates. Se dirige principalmente hacia los individuos inmaduros por parte de los adultos o se practica entre los jóvenes. El aloaseo entre adultos es muy raro; fue observado por Fossey, pero jamás por Schaller.

Los gorilas se comunican principalmente gracias al canal audiovisual. Presenta 16 ó 17 ostentaciones vocales distintas, incluidos los gritos a larga distancia de los machos de espalda blanca, y un repertorio quizás algo menor de posturas y expre-

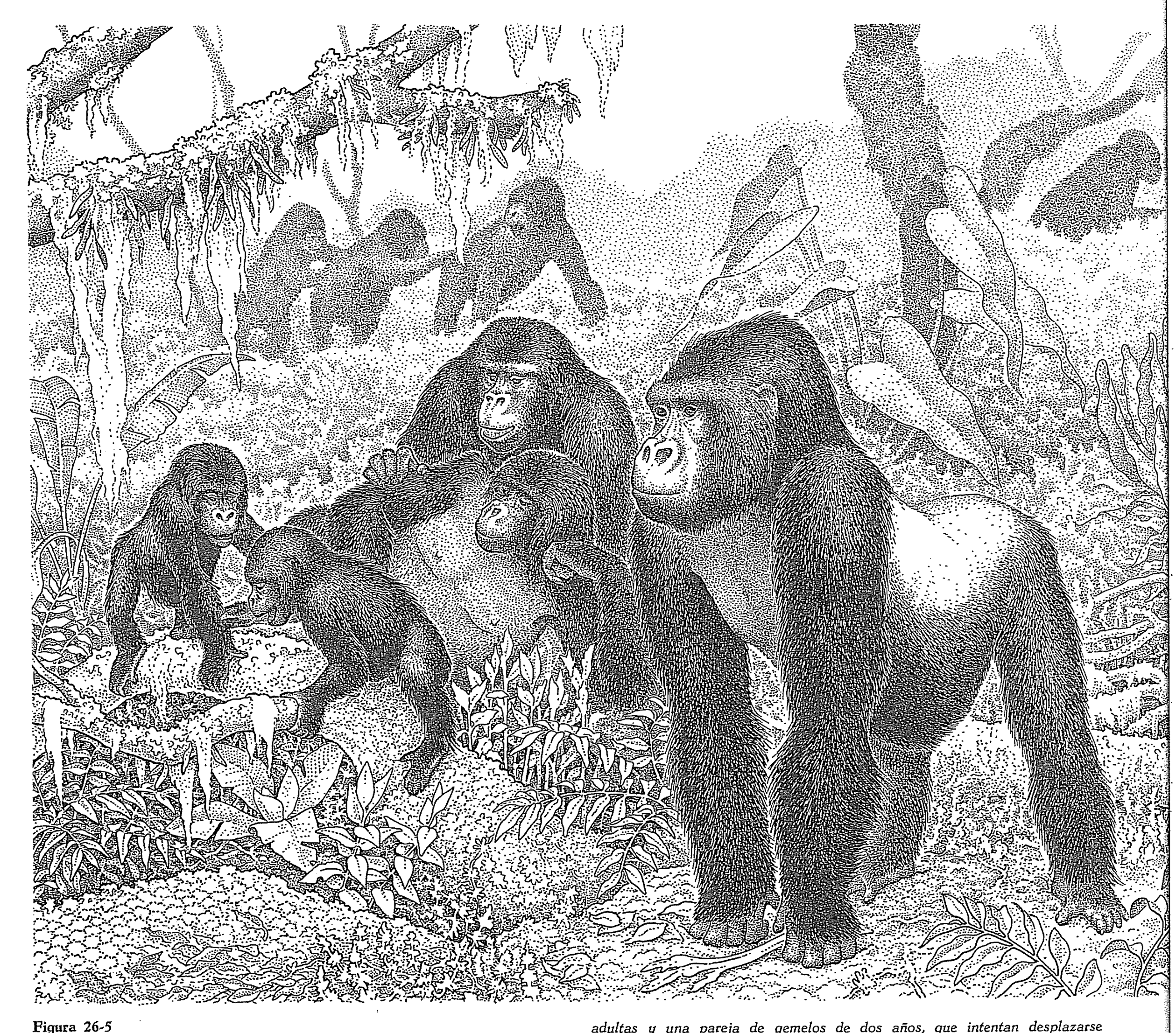
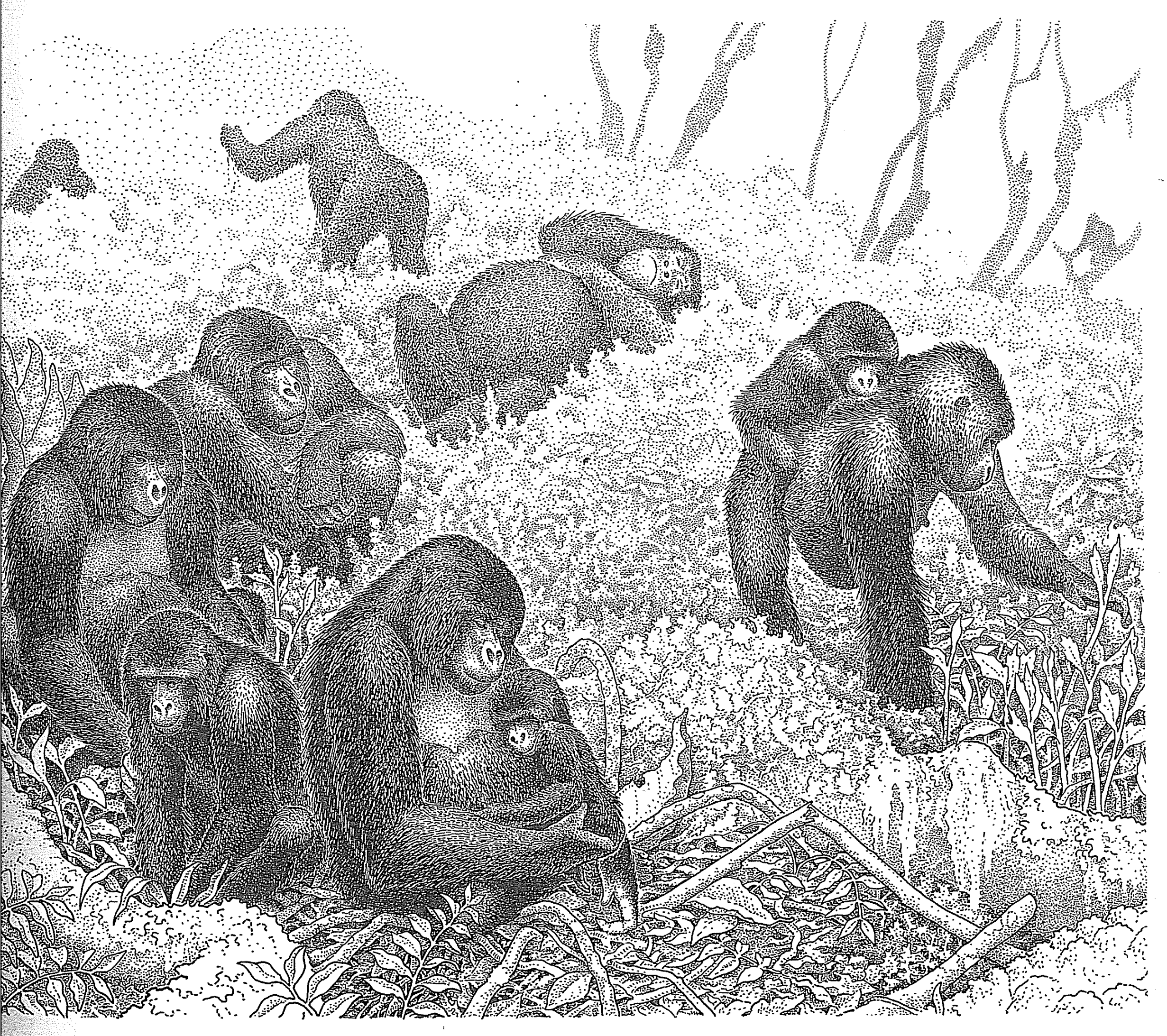


Figura 26-5
Los gorilas presentan la sociedad más amistosa y relajada de los grandes antropoides y de los simios mayores del Viejo Mundo. En la escena representada aquí, una tropa de los gorilas de montaña descansa y come en un bosque de Hypericum, *a 3000 m de altitud, en los volcanes Virunga de Uganda. El macho dominante de espalda blanca permanece en primer plano a la izquierda. A la derecha están dos hembras adultas y una pareja de gemelos de dos años, que intentan desplazarse mutuamente de una rama, en un juego que se parece al del «rey del castillo» de los seres humanos. Al fondo y a la izquierda, tres jóvenes juegan al «sigan al conductor». A la izquierda del macho dominante hay otro grupo de hembras; una mece a una cría lactante de un año, otra asea a uno de tres años, mientras que (al final a la derecha) una tercera transporta a sus espaldas a uno de dos años mientras*



come. Por detrás de este grupo, un macho de espalda negra descansa sentado y con la espalda encorvada, mientras que por detrás de él dos machos de espalda negra y una hembra buscan comida, y otro macho de espalda negra descansa en una postura de decúbito prono. En el ángulo superior derecho, puede verse a un macho solitario que vigila a la tropa desde lejos. Nótese la gran variación de rasgos faciales, que se cree son utilizados por los gorilas para reconocer a los miembros individuales del grupo. El bosque de Hypericum *es rico en apio silvestre y en enredaderas de* Galium, *que son los alimentos primordiales de los gorilas. (Dibujo de Sarah Landry; basado en Schaller, 1965a, b, y comunicación personal, y en Fossey, 1972.)*

siones faciales discernibles. Es un tema de considerable interés el que este gran antropoide, al que se le supone un superior nivel de inteligencia, emplee un sistema de comunicación que no es más rico que el de la mayoría de otras especies sociales de primates, o de otros mamíferos y aves sociales en general. Sólo al llegar a su pariente más próximo, el chimpancé, se alcanza un nuevo grado evolutivo en el comportamiento social. Se ha establecido que, si bien la sociobiología de los gorilas no es más avanzada que la de otros simios del Viejo Mundo, es al menos cualitativamente distinta en algunos importantes aspectos. La gran cantidad de datos de Schaller y Fossey parece que actualmente contradicen esta noción. La vida del gorila es mucho más tranquila y avanza con más lentitud, siendo en algunos aspectos más sutil, pero no parece haberse apartado en los aspectos básicos de la gran mayoría de otras especies del Viejo Mundo.

EL CHIMPANCÉ
(Pan troglodytes)

Con referencia a los criterios más intuitivos, los chimpancés son, desde un punto de vista social, los más avanzados de los primates no humanos. Se organizan según sociedades moderadamente grandes, dentro de las que se forman grupos, se escinden y se vuelven a agrupar con extraordinaria fluidez. A pesar de que las sociedades sean cohesivas y ocupen áreas de actividad estables, sus encuentros son amistosos e intercambian prestamente hembras adultas, y no machos, como en otras especies de primates. Estas dos especiales cualidades, gran flexibilidad y apertura, se ven mejoradas por la inteligencia e individualismo en el comportamiento de los miembros de la tropa. El ciclo vital del chimpancé se caracteriza por un largo período de socialización y de vagos pero duraderos lazos entre la madre y su prole adulta. Finalmente, los machos son únicos entre los primates no humanos, por la cantidad de cooperación que muestran mientras cazan animales, así como en la posterior solicitación y participación de la carne.

El chimpancé común *Pan troglodytes* puede encontrarse a través del África Ecuatorial, desde Sierra Leona y Guinea en la costa atlántica, siguiendo por el este hasta los lagos Tanganyka y Victoria. Una segunda forma, el chimpancé pigmeo, se restringe a un área limitada entre los ríos Congo y Lualaba, y ha sido clasificada, o como una auténtica especie *(Pan paniscus)*, o como una subespecie *(Pan troglodytes paniscus)*. El chimpancé común se da ampliamente en muchos hábitats forestales, desde el bosque húmedo, hasta los mosaicos de sabanas y bosques, a cualquier altura, desde el nivel del mar hasta los 3000 m. Es semiterrestre, pasando del 20 al 50 % del tiempo en el suelo, en los días normales. Busca comida durante el día, y construye nidos en los árboles para dormir y pasar la noche. El chimpancé es auténticamente omnívoro, alimentándose en gran parte con frutos, pero también con hojas, cortezas y semillas procedentes de una gran diversidad de especies vegetales. Recoge termes y hormigas, y a intervalos frecuentes, mata y devora a pequeños monos y babuinos.

Los primeros estudios de campo sobre el comportamiento social del chimpancé fueron realizados por Nissen (1931) y Kortlandt (1962). En años recientes, tres estudios de capital importancia han llevado nuestros conocimientos mucho más allá: en el bosque de Budongo, cerca del lago Alberto en Uganda, Vernon y Frances Reynolds, e Izawa, Itani, Nishida, Sugiyama, Suzuki y otros investigadores del cuerpo de proyectos de la Universidad de Kyoto; en la región de las montañas de Kabogo y Mahali, este del lago Tanganyka y Tanzania, el equipo de la Universidad de Kyoto; y en el Parque Nacional del Gombe Stream, Tanzania, Jane van Lawick-Goodall y sus asociados. Estos esfuerzos se han beneficiado de la técnica de habituación introducida por van Lawick-

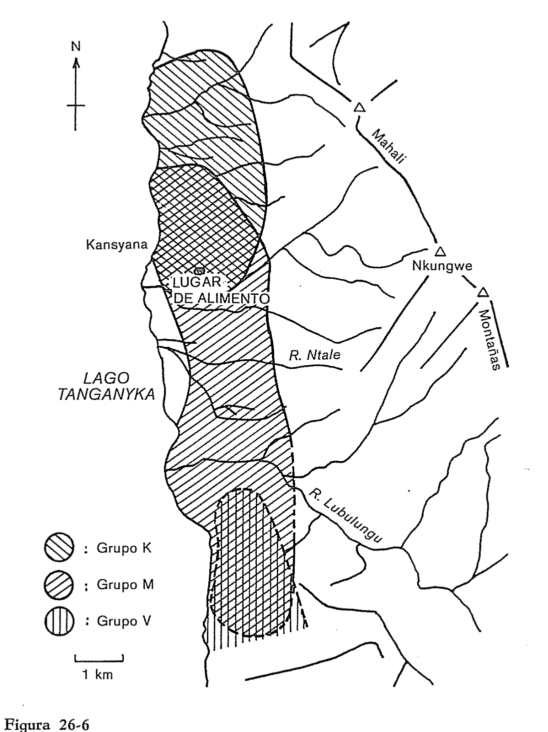


Figura 26-6
Áreas de actividad de tres grupos de chimpancés cerca de las montañas Mahali. Un lugar de alimentación común se da en la zona de solapamiento de dos de las áreas de actividad. (Tomado de Sugiyama, 1973.)

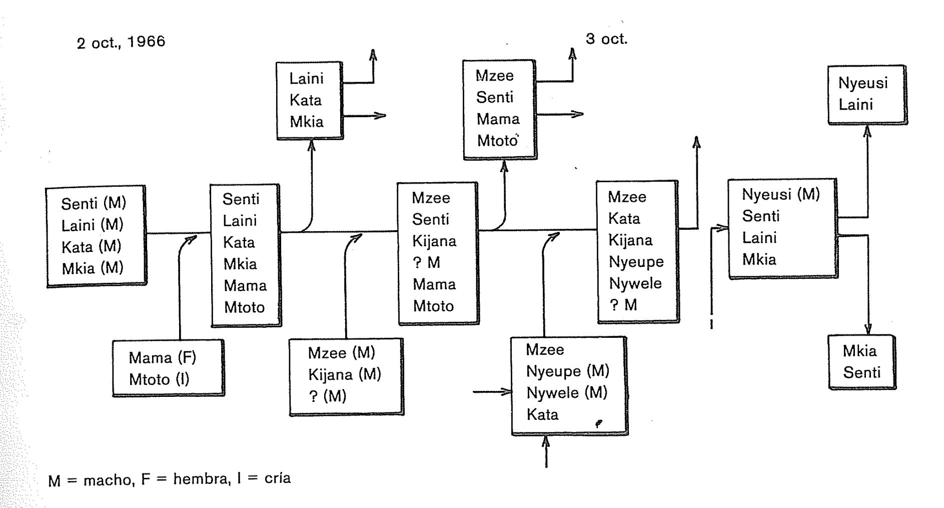


Figura 26-7

La composición de las partidas de chimpancés cambia de forma abigarrada, como se ilustra en esta historia de reunión de elementos en una tropa del bosque de Budongo. A pesar de que estas agrupaciones son de vida muy corta, las tropas regionales de las que forman parte persisten durante generaciones. (De Sugiyama, 1973.)

Goodall. El observador se presenta abiertamente a los chimpancés salvajes, dejando que los animales se acostumbren a su presencia por un período de días o semanas. Con el suficiente tiempo, el método puede constituir todo un éxito. Los chimpancés no sólo llegan a comportarse entre ellos de una forma que parece normal, sino que virtualmente aceptan al ser humano como un extraño pero benevolente miembro del grupo.

Los resultados de los estudios japoneses (véase especialmente a Izawa, 1970; Nishida y Kawanaka, 1972; y Sugiyama, 1968, 1973) indican que la unidad social básica de los chimpancés, es una vaga alianza de 30-80 individuos que ocupan un área de actividad persistente y razonablemente bien definida, por un período de años. Las áreas de actividad son de un tamaño moderadamente grande, de 5-20 km^2 en Budongo, y de alrededor de 10 en las proximidades de las montañas Mahali, solapándose parcialmente entre sí (véase la figura 26-6). En el Parque Nacional del Gombe Stream, van Lawick-Goodall calculó que la población total era de alrededor de 150 individuos. Sin embargo, sólo 38 visitaron su centro de investigación con alguna constancia, durante 1964-65, por lo que la diferenciación regional no puede deducirse en esta localidad. La duración de los grupos y su fidelidad a las áreas de actividad, evidentemente persisten a través de generaciones de chimpancés. Así pues, al contrario que en las suposiciones anteriores, las sociedades adoptan una forma demográfica y no casual, como se define en el capítulo 6. Cuando los grupos coinciden, por ejemplo en los lugares comunes de alimentación, a menudo viajan juntos durante cortos períodos de tiempo, sin antagonismo evidente. Sin embargo, Sugiyama fue testigo en dos ocasiones en Budongo, de un comportamiento parecido a la ostentación territorial en otros tipos de primates. Cuando dos grupos coinciden, se mezclan excitadamente. Usan movimientos exagerados para comer hojas y frutos raramente tocados bajo circunstancias ordinarias, corren por el suelo y trepan por las ramas mientras gritan y ladran. Al cabo de aproximadamente una hora de estos ruidosos despliegues, cada grupo se retira hacia las porciones exclusivas de su área de actividad. Los grupos intercambian miembros de forma periódica durante sus breves encuentros. Nishida y Kawanaka (1972) notaron que los migrantes de Budongo eran en su mayoría hembras adultas, especialmente aquellas que se habían vuelto receptivas desde un punto de vista sexual. Algunas hembras con pequeños también se transferían, pero en todos los casos eventualmente volvían a su grupo de origen.

En suma, las poblaciones de los chimpancés parecen estar organizadas según líneas convencionales. La mezcla temporal de grupos vecinos es rara. Pero la aparente familiaridad con los vecinos como individuos no está en absoluto fuera de lo ordinario, habiéndose documentado en otras especies de aves y mamíferos. La transferencia de hembras en lugar de machos es peculiar, pero sus consecuencias genéticas son las mismas que en los intercambios masculinos en otras especies.

La fluidez de la organización interna de los chimpancés es realmente excepcional, con todo. Raras veces puede verse a todo el grupo reunido en el mismo punto. Los miembros se unen durante las migraciones de una a otra parte del área de actividad, en busca de alimentos determinados. Por ejemplo, un grupo se movió hacia el norte en septiembre, en Budongo, para hallar los jugosos frutos de las plantas del género *Gar-*

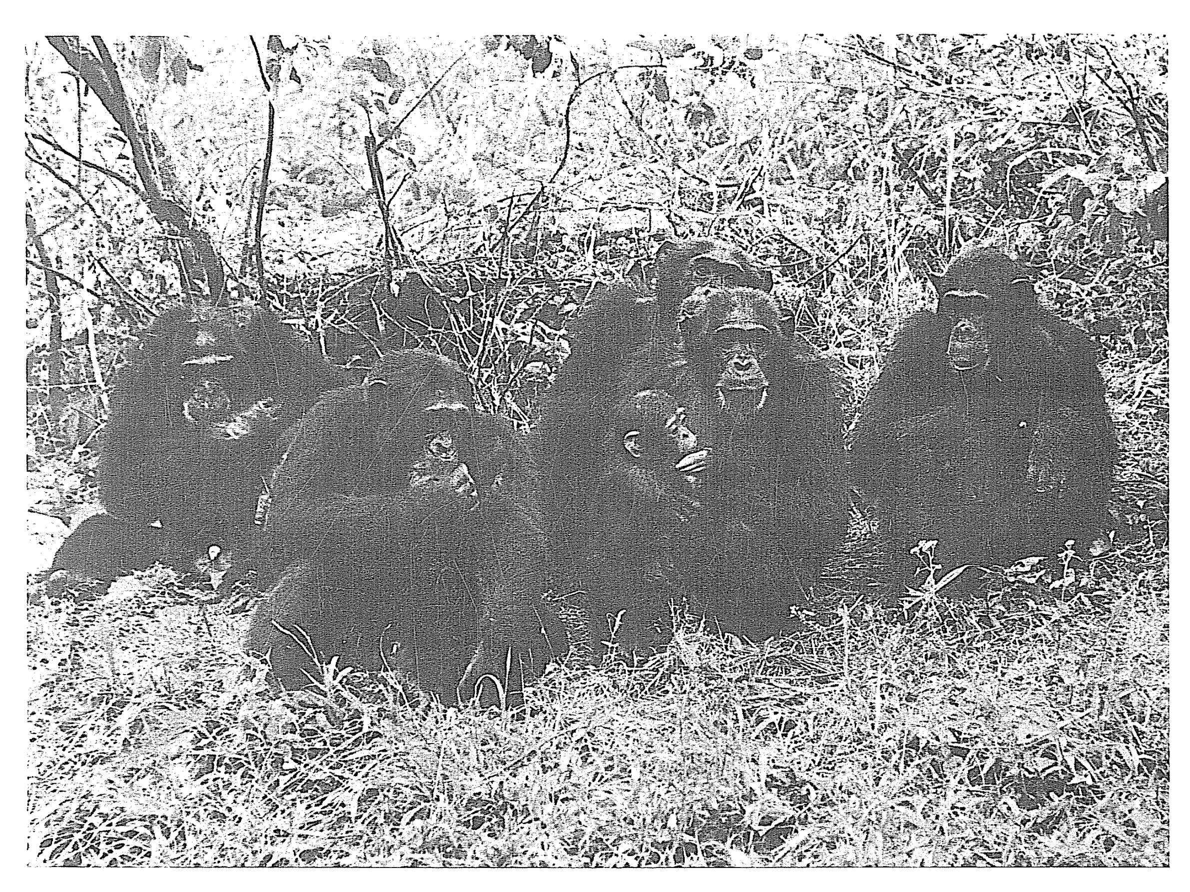
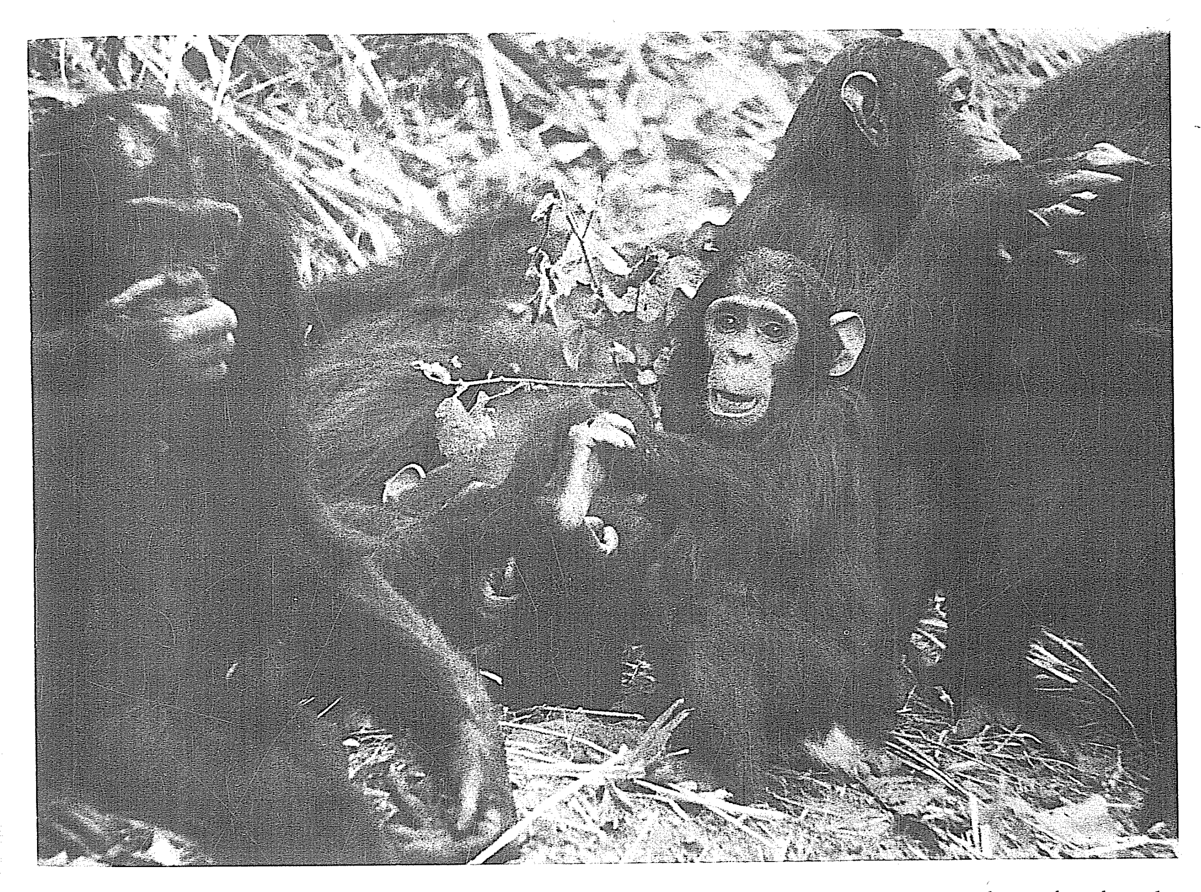


Figura 26-8
Partidas temporales de descanso en chimpancés del Parque Nacional del Gombe Stream. Izquierda: tres machos adultos a la izquierda (Worzel, Charlie y Hugo) están acompañados por dos hembras igualmente adultas (Sophie, con una cría hembra, y Melissa). Derecha: en un segundo grupo, dos crías juegan en medio, una con la típica «cara de juego», mientras que un joven asea a un adulto. (Fotografías de Peter Marler y Richard Zigmond.)

cinia. Pero la mayor parte del tiempo, porciones mucho más pequeñas se forman y vuelven a formar dentro de tales grupos, de una forma casi caleidoscópica. A excepción de las continuas asociaciones de la prole con las madres, algunas veces mucho después del destete, las asociaciones no presentan una estructura demográfica consistente. De hecho, se trata de grupos casuales del tipo que encontramos normalmente en los seres humanos (véase el capítulo 6). Puede verse un ejemplo en la figura 26-7. Las partidas que descubren árboles frutales llaman a otros chimpancés mediante ostentaciones carnavalescas, descritas en primer lugar por el misionero Thomas S. Savage en 1844 como «gritos, chillidos y golpeteos con palos sobre los viejos troncos». De hecho, los chimpancés sacuden a los troncos de los árboles y a los espolones con sus manos, mientras corren de forma excitada alrededor, colgándose de una rama a otra,



ladrando, gritando y chillando. Los sonidos pueden oírse a más de un kilómetro, y las partidas que se hallan dentro de su radio de acción responden a menudo corriendo en la dirección de éstos. La ostentación es utilizada en otros contextos: cuando una partida se divide y una unidad se aleja, cuando una partida empieza a viajar después del descanso o la comida, y a veces sin ningún estímulo externo aparente. Sirve para establecer y estrechar lazos dentro del grupo y quizás, como los bramidos de los monos aulladores y de los gibones, para espaciar las tropas. Cuando coinciden partidas del mismo grupo, es normal que se ejecuten ceremonias de salutación, especialmente entre machos adultos. Un macho recién llegado a un árbol frutal ya ocupado por una partida, puede golpear los espolones del mismo mientras realiza una llamada. El macho de la primera partida se aproxima entonces al advenedizo, y ambos se abrazan y se asean antes de empezar a comer. En ocasiones, el recién llegado se aproxima directamente al ocupante previo y le alarga la mano. El otro se la toca y entonces ambos se abrazan y se asean.

La cooperación en las partidas de chimpancés es extraordinaria tanto cualitativa como cuantitativamente. La mayor parte del tiempo, los miembros de la partida comen frutos y otras formaciones vegetales en acciones separadas. Pero si el suministro es limitado, por ejemplo si un observador humano ofrece

frutos y sólo los machos se aventuran lo bastante como para recogerlos, los chimpancés se piden unos a otros y comparten el alimento. La cooperación de un tipo distinto y más significativo es mostrada por los chimpancés mientras cazan animales. La gran cantidad de observaciones de Suzuki (1971), Teleki (1973) y otros, han mostrado que la depredación sobre animales mayores como babuinos, es una forma poco frecuente pero completamente normal de comportamiento especializado. La presteza a la persecución, mostrada a veces por los machos adultos, se acompaña de cambios en la postura, comportamiento y expresión facial. Otros chimpancés responden a estas señales con movimientos excitados y alarmados, que culminan a menudo en persecuciones simultáneas. De acuerdo con Geza Teleki, los intentos e intereses depredadores se muestran mediante un conjunto de expresiones faciales desconcertantes. El chimpancé se vuelve desusadamente pacífico y mira con fijeza a la presa. Su postura es tensa, y el pelaje se eriza parcialmente por todo el cuerpo. De ordinario, sólo un macho maduro se enzarza en la caza, a pesar de que en una ocasión, fueron observadas dos hembras capturando y matando a una pareja de jóvenes cerdos. Un aspecto notable de la persecución es el completo silencio de los chimpancés hasta que se intenta un real apresamiento. Semejante restricción por parte de uno de los más ruidosos animales, es de lo más extraño.

Teleki distingue tres tipos de persecución. En el primero de ellos, los chimpancés se mezclan con la presa y agarran a una víctima con explosivos y súbitos movimientos. La segunda técnica es la persecución a la carrera. Cuando la presa es un babuino joven, la captura puede conseguirse a menudo solo después de una lucha con los machos adultos que corren en su ayuda. El tercer sistema, el más interesante de todos, consiste en maniobras de caza al acecho, en las que la presa es puesta en aprietos con indefensión o atrapada de otras formas. Cada uno de los tres sistemas comporta un cierto grado de trabajo en equipo por parte de los cazadores.

En el Parque Nacional del Gombe Stream, las mejores oportunidades para la depredación se presentan cuando chimpancés y babuinos anubis se mezclan en los lugares de alimentación. Durante largos períodos de tiempo, las interacciones son neutras, o como máximo débilmente agresivas. Los babuinos y chimpancés inmaduros incluso juegan juntos de forma ocasional. Entonces, los ánimos cambian rápidamente hasta que se presagia una escena de violencia espeluznante:

Otros dos chimpancés, Charlie y Goliath, terminan sus plátanos en este momento y yacen unos pocos metros más allá. Mike y Hugo también terminan y empiezan a asear a Hugh. Dos babuinos adultos más y varios jóvenes, se unen a Mandrill y Sif (babuinos adultos), por lo que el grupo mixto (todos están en un círculo de 9 m de diámetro) incluye ahora a 5 chimpancés machos maduros y a 7 babuinos de diversas edades. Thor es la única cría (babuino) presente. Todos parecen muy relajados: varios chimpancés se asean mutuamente, y el babuino Salty empieza a asear a Sif. Mike de improviso emite un sonido y amenaza de nuevo a Mandrill con el brazo a las 11:02; Mandrill se agita y devuelve la amenaza parpadeando hacia Mike, quien a su vez da un manotazo al hocico del babuino; Mandrill vuelve atrás y se calma con rapidez... A las 11:07 Mandrill toma la cría Thor de su madre, quien no para de asear al macho adulto. Los babuinos sólo están a un metro de los chimpancés. Entonces, a las 11:09, varios chimpancés de machos —Mike, Hugh, Hugo y Charlie — apresan súbitamente a Mandrill, le arrebatan a Thor de sus manos e inmediatamente empiezan a desplazar a la cría a medida que se amontonan en un enjambre. Los babuinos, incluida la madre Sif, se dispersan con rapidez. El único babuino que permanece cerca de los chimpancés es Mandrill, que ladra repetidas veces a medida que empuja con ambas manos contra la espalda curvada de un chimpancé, no obteniendo respuesta aparente. Thor es prontamente repartido entre Mike y Hugh, y otros chimpancés los siguen a medida que se alejan de la escena, trepan a los árboles próximos y empiezan a devorar a la cría. (Teleki, 1973.)

Este es el caso del apresamiento explosivo. La coordinación entre los chimpancés machos se hace aún más aparente cuando el perseguido es conducido por el suelo a la carrera, y obvia cuando se emplea el tercer sistema de caza al acecho y rodeo. El siguiente relato de Teleki (1973) describe la iniciación de este último tipo de maniobra.

Figan, que ha estado descansando perezosamente en un árbol, súbitamente salta al suelo a las 12:32 y corre silenciosamente a través de la abierta pendiente, hacia un pequeño grupo de babuinos —un macho adulto, una hembra y un joven—. Casi de forma simultánea, Rix y Worzle bajan de otros árboles para unirse a Figan, deteniéndose todos a unos cinco m y observan a los mismos babuinos. Figan, ligeramente más adelantado que los demás, empieza a aproximarse lentamente al joven, que emite un fuerte *¡yak!*; el babuino macho se reúne inmediatamente con el joven, y ambos se mantienen firmes en su sitio, encarándose con los chimpancés que vigilan. Figan se detiene de nuevo a unos 3 m de distancia. En este instante Hugh, Charlie y Mike cruzan rápidamente la pendiente hacia los babuinos con el pelaje erizado; el joven babuino grita con intensidad, el macho parpadea y arremete; Charlie permanece erguido, bracea y baladronea hacia el grupo.

Este episodio terminó cuando los babuinos fueron capaces de retirarse, después de lo cual los chimpancés machos se dispersaron con rapidez. Van Lawick-Goodall (1968a) fue testigo de otro episodio en que los papeles jugados por los machos eran incluso más distintos. El mismo Figan inició la acción acercándose furtivamente a un babuino joven en el tronco de una palmera. En cuestión de momentos, otros machos que habían estado descansando y aseándose en las proximidades, se alzaron y se aproximaron al árbol. Algunos se movieron hacia su base, mientras otros se dispersaban hacia árboles adyacentes que amenazan servir como vía de escape. El babuino realmente saltó de uno a otro árbol, donde un chimpancé estacionado en las proximidades empezó a ascender rápidamente hacia él. El babuino fue entonces capaz de escapar gracias a un salto de 7 m hasta el suelo, y una carrera hacia la protección de su tropa cercana.

La distribución de la carne constituye un proceso igualmente complicado. Como demostraron van Lawick-Goodall y Teleki, se usan diversas secuencias de señales de solicitación. El animal solicitado puede husmear intencionadamente mien-

tras sitúa su rostro muy cerca del que está comiendo carne, o de la que está sosteniendo, o puede acercarse y tocar la carne o los labios y la mandíbula inferior del otro animal. Alternativamente, extiende una mano abierta con la palma hacia arriba, por debajo de la mandíbula inferior del que come carne. A menudo, un suave lloriqueo o *hú* acompañan a estos gestos. Los individuos que se observaron solicitando pertenecían a ambos sexos y a todas las edades por encima de los dos años. El que come carne rechaza a veces la petición apartando su botín, moviéndose hacia otra posición o mostrando rechazo. Ocasionalmente accede, dejando que el otro animal tome directamente bocados de carne, o coja pequeños trozos con las manos. En cuatro ocasiones durante un año, Teleki observó chimpancés que realmente cogían jirones de carne y los ofrecían a los suplicantes.

El comportamiento de dominación está bien desarrollado en el chimpancé. Un individuo de rango bajo cede el paso a otro de rango elevado cuando se encuentran en una rama, o cuando ambos se aproximan al mismo trozo de comida. Su status subordinado se da a entender más cuando se desvía de otro animal, o se concilia con él alcanzándolo hasta tocar sus labios, muslos o área genital. Pero estas interacciones son sutiles. Las amenazas y retiradas abiertas no son comunes. Sugiyama fue testigo de sólo 31 de tales intercambios, durante 360 horas de observación, los Reynolds presenciaron 17 peleas en 300 horas y Jane van Lawick-Goodall registró 72 encuentros agresivos en los primeros dos años de estancia, en el Parque Nacional del Gombe Stream. La gran mayoría de actos (hostiles) involucran a machos adultos. Curiosamente en vistas a este hecho, el sistema de dominación no parece tener influencia en el acceso a las hembras. Los chimpancés hembras son esencialmente promiscuos. A menudo copulan con más de un macho en rápida sucesión, sin provocar interferencias de los machos próximos. En una ocasión, van Lawick-Goodall vio a siete machos que montaban a la misma hembra, uno tras otro, con menos de dos minutos de separación entre cada una de las cinco primeras cópulas. En ocasiones son las hembras las que buscan el contacto. Una hembra en estro de la tropa de Sugiyama, en Budongo, dejó de asear a un macho dominante, se aproximó a un joven macho adulto de una rama próxima, copuló con él, y luego volvió a prestar sus atenciones al primer macho. Un segundo rasgo notable de la dominación de los chimpancés, es que el rango tiene poco que ver con los modelos de aloaseo. Los chimpancés se asean entre sí de forma regular, pareciendo que utilizan el comportamiento por tranquilidad mutua. El aloaseo se da durante un elevado porcentaje en aquellas ocasiones, por ejemplo, en que las madres y su descendencia se vuelven a encontrar después de una ausencia prolongada, o cuando dos partidas del mismo grupo regional coinciden durante las excursiones en búsqueda de comida. En ocasiones un animal dominante asea brevemente a un subordinado que se le ha acercado por confianza, pero la mayoría de las veces da un mero toque simbólico o una caricia.

El liderazgo, definido limitadamente como la iniciación del movimiento del grupo, está bien desarrollado entre los chimpancés. De ordinario, el macho dominante de una partida conduce a todos los demás. Cuando una partida está avanzando con rapidez de un árbol frutal a otro, el líder asume una posición de vanguardia. En otras ocasiones permanece cerca del centro o en la retaguardia. Independientemente de la posición, raras veces pierde el control, pues cuando él se mueve los restantes se mueven también, y cuando se detiene los demás también lo hacen.

El rico sistema de comunicación de los chimpancés ha sido descrito detalladamente por van Lawick-Goodall (1968b, 1971). Está formado en gran medida por señales compuestas de vocalizaciones, expresiones faciales y posturas y movimientos corporales. La palpación, incluido el aloaseo, también es empleada con frecuencia, pero es mucho más pobre en cuanto a diversidad de señales que el sistema audiovisual. Al igual que los seres humanos, el chimpancés parece que usa muy pocas señales visuales. Debe admitirse que este tema no ha sido explícitamente investigado, mediante las apropiadas pruebas químicas y de comportamiento.

Capítulo 27

El hombre: de la sociobiología a la sociología

Vamos a considerar ahora al hombre con el libre espíritu de la historia natural, como si fuéramos zoólogos de otro planeta que estuvieran completando un catálogo de las especies sociales de la Tierra. En esta visión macroscópica, las humanidades y las ciencias sociales se reducen a ramas especializadas de la biología; historia, biografía y ficción son los protocolos de investigación de la etología humana; y la antropología y la sociología juntas constituyen la sociobiología de una sola especie de primates.

El *Homo sapiens* es una especie muy peculiar desde un punto de vista ecológico. Ocupa la más amplia distribución geográfica, y mantiene las densidades locales más elevadas que cualquier otro primate. Un astuto ecólogo de otro planeta no se sorprendería de encontrar una sola especie existente de *Homo*. El hombre actual se ha asegurado antes que nadie todos los nichos concebibles de los homínidos. Dos o más especies de homínidos coexistieron en el pasado, cuando los hombres-mono *Australopithecus* y posiblemente un temprano *Homo* vivían en África. Pero sólo sobrevivió una línea evolutiva a finales del Pleistoceno, para participar en la emergencia de los rasgos sociales humanos más avanzados.

El hombre moderno es anatómicamente único. Su postura erecta y una locomoción bípeda completa es algo a lo que los demás primates no se han aproximado siquiera, que ocasionalmente caminan sobre sus cuartos traseros, incluyendo al gorila y al chimpancé. El esqueleto se ha modificado profundamente para acomodarse al cambio: la columna vertebral está curvada para distribuir el peso del tronco con más regularidad a lo largo de su longitud; el pecho está aplanado para desplazar el centro de gravedad atrás, hacia la columna vertebral; la pelvis está extendida para servir de fijación a los poderosos músculos andadores de la parte alta de las piernas, y forma un recipiente para mantener las vísceras; la cola se ha eliminado, y sus vértebras (llamadas cóxis) se han curvado hacia dentro para formar parte del suelo de la cavidad pélvica; los cóndilos occipitales han rotado muy por debajo del cráneo, con lo que el peso de la cabeza balancea sobre ellos; el rostro se ha acortado para ayudar a esta variación en la gravitación; el pulgar se ha alargado para conferir fuerza a la mano; la pierna se ha alargado; y el pie se ha alargado y estrechado drásticamente para facilitar la zancada. También han tenido lugar otros cambios. El pelo se ha perdido en la mayor parte del cuerpo. Aún no se sabe porqué el hombre moderno es un «mono desnudo». Una explicación plausible es que la desnudez sirva de mecanismo para la refrigeración del cuerpo durante la extenuadora persecución de la presa, en las calurosas llanuras africanas. Está asociada con la excepcional capacidad del hombre para transpirar y reducir el calor corporal; el cuerpo humano contiene de dos a cinco millones de glándulas sudoríparas, cantidad muy superior a la de cualquier otra especie de primate.

La fisiología y el comportamiento reproductores del *Homo sapiens* también han sufrido una extraordinaria evolución. En particular, el ciclo del estro en las hembras ha cambiado de

dos formas que afectan a los comportamientos social y sexual. La menstruación se ha intensificado. Las hembras de algunas otras especies de primates experimentan una ligera hemorragia, pero sólo en la mujer existe un pesado desprendimiento de la pared en la «matriz defraudada», con la consiguiente copiosa hemorragia. El estro, o período de «calor» femenino, ha sido reemplazado por una actividad virtualmente continua. La cópula se inicia no en respuesta a las señales convencionales de los primates sobre el estro, como cambios de color en la piel que rodea a los órganos sexuales femeninos y liberación de feromonas, sino mediante un extenso juego previo que comporta la mutua estimulación de los participantes. Los rasgos de la atracción física son, sin embargo, de naturaleza fija. Incluyen el vello púbico de ambos sexos y los protuberantes senos y nalgas de la mujer. El igualado ciclo sexual y el continuo atractivo femenino, cimentan los estrechos lazos matrimoniales, básicos para la vida social humana.

A cierta distancia, un perceptivo zoólogo marciano consideraría a la cabeza humana globular como una indicación de lo más significativa, sobre la biología del hombre. El cerebro del *Homo sapiens* creció enormemente durante un período relativamente corto del tiempo evolutivo (véase la figura 27-1). Hace tres millones de años, *Australopithecus* presentaba una capacidad craneal adulta de 400-500 cm^3, comparable a la del chimpancé y el gorila. Dos millones de años más tarde, su presunto descendiente, el *Homo erectus*, tenía una capacidad de alrededor de 1000 cm^3. El próximo millón de años vio un aumento de hasta 1400-1700 cm^3 en el hombre de Neanderthal, y de 900-2000 cm^3 en el actual *Homo sapiens*. El incremento de inteligencia que acompañó a este aumento fue tan considerable, que no puede medirse de ninguna forma que sea significativa. Los seres humanos pueden compararse entre sí en términos de unas pocas de las componentes básicas de inteligencia y creatividad. Pero no se ha inventado ninguna escala que pueda comparar con objetividad al hombre con los chimpancés y otros primates vivientes.

Hemos saltado hacia adelante en la evolución mental, de una forma que sigue desafiando al auto-análisis. La hipertrofia mental ha distorsionado incluso las cualidades sociales más básicas de los primates hasta formas casi irreconocibles. Las especies individuales de monos y simios del Viejo Mundo presentan organizaciones hasta un etnicismo proteano. Los monos y simios utilizan una escala de comportamiento para ajustar las interacciones agresivas y sexuales; en el hombre las escalas han llegado a ser multidimensionales, culturalmente ajustables y casi infinitamente sutiles. Los vínculos y la práctica del altruismo recíproco son rudimentarios en otros primates; el hombre los ha llevado a formar grandes redes, donde los individuos alteran de forma consciente los papeles de una hora a la siguiente, como si cambiaran de máscara.

Es trabajo de la sociobiología comparativa el trazado de estas y otras cualidades humanas con tanta certeza como sea posible, remontándonos a través del tiempo. Además de añadir perspectivas y quizás de ofrecer en algún sentido tranquilidad filosófica, el ejercicio ayudará a identificar los comportamientos y reglas por los que los seres humanos incrementan su eficacia darwiniana a través de la manipulación de la sociedad. En una frase, estamos buscando el biograma humano (Count, 1958; Tiger y Fox, 1971). Una de las cuestiones clave, no alejada del pensamiento de antropólogos y biólogos que persiguen una teoría real, es hasta qué punto el biograma representa una adaptación a la vida cultural moderna, y en qué medida constituye un vestigio filogenético. Nuestras civilizaciones fueron mal construidas alrededor del biograma. ¿Cómo han sido influenciadas por ello?, o al revés, ¿cuánta flexibilidad hay en el biograma y en qué parámetros en particular? La experiencia con otros animales indica que cuando los órganos se hipertrofian, la filogenia es difícil de reconstruir. Éste es el problema crucial en el análisis evolutivo del comportamiento humano. En lo que resta del capítulo, se discutirán las cualidades humanas desde el preciso instante en que parecen ser rasgos generales de la especie. Se revisarán los conocimientos de la evolución del biograma y finalmente se considerarán algunas implicaciones acerca del planeamiento de futuras sociedades.

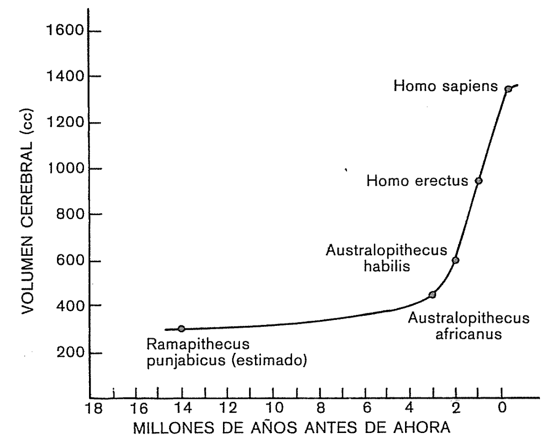


Figura 27-1
Aumento del tamaño cerebral durante la evolución humana. (Reproducido de Pilbeam, 1972.)

PLASTICIDAD DE LA ORGANIZACIÓN SOCIAL

El primero y más fácilmente verificable rasgo de diagnóstico es de naturaleza estadística. Los parámetros de la organización

social, incluidos el tamaño del grupo, las propiedades de las jerarquías y las tasas de intercambio genético, varían mucho más entre las poblaciones humanas que entre las de cualquier otra especie de primates. La variación excede incluso a la que se da entre las restantes especies de primates. Debe esperarse algún incremento en la plasticidad. Esto representa la extrapolación de una tendencia hacia una variabilidad ya aparente en babuinos, chimpancés y otros cercopitecoides. Lo que es realmente sorprendente, sin embargo, es el extremo hasta el que se ha llegado.

¿Por qué son tan flexibles las sociedades humanas? Parte de la razón es que los miembros en sí mismos varían mucho en cuanto a comportamiento y ejecución. Incluso en las más simples sociedades difieren en gran medida los individuos. Dentro de una pequeña tribu de ¡Kung Bosquimanos pueden hallarse individuos que sean reconocidos como «gente de lo mejor» —los líderes y los mejores especialistas entre cazadores y hechiceros—. Incluso con un énfasis en las mercancías compartidas, algunos son empresarios excepcionalmente capaces y sin ostentaciones que adquieren una cierta cantidad de riquezas. Los hombres ¡Kung, equiparándose a los de sociedades industriales avanzadas, generalmente se establecen por su cuenta por sus propios medios o incluso aceptan un status inferior de por vida. Algunos nunca intentan hacerlo, viven en chozas en mal estado de salud y muestran poco orgullo de sí mismos o de su trabajo (Pfeiffer, 1969). La capacidad para introducirse en tales papeles, modificándose la personalidad para amoldarse, pudiera ser en sí misma adaptativa. Las sociedades humanas están organizadas mediante gran inteligencia y cada miembro se enfrenta con una mezcla de desafíos sociales que abruman toda su ingenuidad. Esta variación básica se amplifica a nivel de grupo, por otras cualidades excepcionalmente pronunciadas en las sociedades humanas: el largo e intenso período de socialización; la confusa conexión entre las redes de comunicación; la multiplicidad de vínculos; la capacidad, especialmente dentro de las culturas literarias, de comunicarse a través de largas distancias y períodos de la Historia; y a partir de todos estos rasgos, la capacidad de fingir, manipular y explotar. Cada parámetro puede alterarse con facilidad y tiene un marcado efecto en la estructura social final. El resultado podría ser la variación observada entre sociedades.

La hipótesis a considerar entonces es que los genes que promueven la flexibilidad del comportamiento social se seleccionan intensamente a nivel de individuo. Pero notemos que la variación en la organización social es una consecuencia sólo posible, pero no necesaria, de este proceso. Para generar la cantidad de variación que se observa que ocurre realmente, es necesario que existan múltiples máximos adaptativos. En otras palabras, las distintas formas de sociedad dentro de la misma especie deben ser casi lo suficientemente parecidas en cuanto a capacidad de supervivencia, para que muchas disfruten de una larga tenencia. El resultado sería un conjunto estadístico de tipos de sociedades que, sino equilibradas, no variarán al menos con rapidez de una moda determinada a otra. La alternativa, hallada en algunos insectos sociales, es la flexibilidad del comportamiento individual y del desarrollo de las castas, que no obstante desemboca en una aproximación hacia la uniformidad de la distribución estadística de los tipos de individuos, cuando todos los individuos de una colonia se toman en conjunto. En la abeja melífera y en las hormigas de los géneros *Formica* y *Pogonomyrmex*, las diferencias de «personalidad» son muy marcadas incluso dentro de una sola casta. Algunos individuos, que los entomólogos consideran como la élite, son inusitadamente activos, ejecutan más trabajo en su vida de lo que comparten e incitan a los otros a la labor mediante facilitación. Otros miembros de la colonia son notablemente perezosos. A pesar de que parezcan sanos y longevos, su rendimiento por individuo es sólo una pequeña fracción del de las élites. También existe la especialización. Ciertos individuos permanecen con la prole en calidad de nodrizas mucho más tiempo del normal, mientras que otros se concentran en la construcción del nido y en la búsqueda de comida. De alguna forma, el patrón total de comportamiento en la colonia converge hacia el promedio de la especie. Cuando una colonia con cientos o miles de miembros se compara con otra de la misma especie, las formas estadísticas de actividad son más o menos las mismas. Sabemos que parte de esta consistencia se debe a una retro-alimentación negativa. A medida que se intensifica una necesidad, como cuidado de la prole o la reparación del nido, las obreras modifican sus actividades hasta compensar la deficiencia, volviendo luego a cambiar. Los experimentos han demostrado que la disrupción de los circuitos de retro-alimentación, y por tanto la desviación de la colonia de las normas estadísticas, puede ser desastrosa. De todas formas, no es sorprendente hallar que los circuitos son precisos y potentes (Wilson, 1971a).

Los controles que gobiernan las sociedades humanas casi no son tan fuertes y los efectos de la desviación no tan peligrosos. La literatura antropológica abunda en ejemplos de sociedades que contienen ineficacias obvias e incluso defectos patológicos, que aún duran. La sociedad de esclavos de Jamaica, descrita con precisión por Orlando Patterson (1967), fue incuestionablemente patológica según los cánones morales de la vida civilizada. «Lo que la marca es un asombroso olvido y distorsión de casi todos los requisitos previos básicos de una vida humana normal. Ésta fue una sociedad en que los sacerdotes eran 'los más consumados libertinos' de la tierra; en la que la institución del matrimonio estaba oficialmente condenada tanto entre los jefes como entre los esclavos; en que la familia era impensable para la gran mayoría de la población y la promiscuidad era la norma; en que la educación se consideraba como una absoluta pérdida de tiempo y los maestros rehuidos como una plaga; en que el sistema legal era de forma por completo deliberada, una parodia de cualquier cosa que pudiera llamarse justicia; y en la que todas las formas de refinamiento, de arte o de costumbres populares, o no existían, o se hallaban en un estado de total desintegración. Sólo una pequeña proporción de blancos, que monopolizaban casi la totalidad de las tierras fértiles de la isla, se beneficiaban del

sistema. Y éstos, tan pronto aseguraron sus fortunas, abandonaron la tierra donde la producción de sus propias riquezas había hecho la vida imposible, por las comodidades de su tierra natal». Este mundo hobbesiano se prolongó por espacio de casi dos siglos. El pueblo se multiplicaba mientras la economía florecía.

Los Ik de Uganda se hallan en un caso igualmente instructivo (Turnbull, 1972). Originalmente son cazadores que han realizado una desastrosa sustitución por los cultivos. Siempre al borde de la inanición, han visto reducirse su cultura a un vestigio. Su único valor establecido es el *ngag*, o alimento; su noción básica de la bondad *(marangik)* es la posesión individual de alimento en el estómago; y su definición de un buen hombre es *yakw ana marang*, «hombre que tiene el estómago lleno». Aún se construyen poblados, pero el núcleo familiar ha cesado en sus funciones como institución. Los niños se mantienen con desgana, y a partir de los tres años son aptos para hallar su propia forma de vida. El matrimonio sólo se da de ordinario cuando existe una específica necesidad de cooperación. Debido a la falta de energía, la actividad sexual es mínima y sus placeres se consideran más o menos al mismo nivel que los de la defecación. La muerte es tratada con alivio o diversión, pues significa más *ngag* para los supervivientes. Debido a que los infortunados Ik se hallan en el menor nivel sostenible, hay la tentación de concluir que están sentenciados a muerte. Pero de algún modo, su sociedad ha permanecido intacta y más o menos estable durante al menos 30 años, y podría durar indefinidamente.

¿Cómo puede persistir semejante variación en la estructura social? La explicación podría estar en la falta de competición con otras especies, ocasionando lo que los biólogos llaman liberación ecológica. Durante los pasados diez mil años o más, el humano en conjunto ha tenido tanto éxito en la dominación de su ambiente, que casi cualquier tipo de cultura puede triunfar por un tiempo, mientras presente un modesto grado de consistencia interna y no corte la reproducción. Ninguna especie de hormigas o termes disfruta de este dominio. La más leve ineficacia en la construcción de los nidos, establecimiento de pistas olorosas o conducta en los vuelos nupciales, podrían acarrear la rápida extinción de la especie por depredación y competición con otros insectos sociales. Con una extensión escasamente menor, lo mismo puede decirse de los carnívoros sociales y de los primates. En resumen, las especies animales tienden a agruparse estrechamente en el ecosistema, con poco espacio para la experimentación o el juego. El hombre ha escapado temporalmente al apremio de la competición interespecífica. A pesar de que las culturas se sustituyan unas a otras, el proceso es mucho menos efectivo que la competición interespecífica en la reducción de la variación.

Forma parte del terreno convencional el que virtualmente toda variación cultural sea de origen fenotípico en vez de genético. Esta consideración se ha visto apoyada por la facilidad con que ciertos aspectos de la cultura pueden alterarse en el espacio de una sola generación, demasiada rapidez para ser de naturaleza evolutiva. La drástica alteración en la sociedad irlandesa durante los primeros dos años del pulgón de la patata (1846-48), es un caso puntero. Otro es la variación de la estructura de la autoridad japonesa durante la ocupación americana que siguió a la II Guerra Mundial. Tales ejemplos podrían multiplicarse indefinidamente y son la sustancia de la Historia. También es cierto que las poblaciones humanas no son muy distintas entre sí genéticamente. Cuando Lewontin (1972b) analizó los datos existentes sobre nueve sistemas de tipos sanguíneos, halló que el 85 % de la variación se componía de diversidad dentro de poblaciones, y sólo un 15 % se debía a diversidad entre poblaciones. No hay una razón *a priori* para suponer que este conjunto de genes posea una distribución muy distinta a la de otros sistemas menos accesibles que afectan al comportamiento.

La extremada visión ortodoxa del ambientalismo va más lejos, sosteniendo que en efecto, no hay variación genética en la transmisión de la cultura. En otras palabras, la capacidad para la cultura es transmitida por un solo genotipo humano. Dobzhansky (1963) estableció esta hipótesis como sigue: «La cultura no se hereda a través de los genes, se adquiere mediante el aprendizaje a partir de otros seres humanos... En cierto sentido, los genes humanos han capitulado su supremacía en la evolución humana, ante un agente completamente nuevo, no biológico o superorgánico, que es la cultura. Con todo, no debería olvidarse que este agente depende por completo del genotipo humano». A pesar de que los genes hayan perdido buena parte de su soberanía, mantienen una cierta influencia en al menos las cualidades del comportamiento que reposan bajo las variaciones entre culturas. Se ha documentado una heredabilidad moderadamente elevada en las medidas de introversión-extroversión, tempo personal, actividades psicomotrices y deportivas, neurotismo, dominancia, depresión y la tendencia hacia ciertas formas de enfermedad mental, como la esquizofrenia (Parsons, 1967; Lerner, 1968). Una pequeña parte de esta variación invertida en las diferencias de población, podría predisponer a las sociedades a diferencias culturales. Al menos, deberíamos tratar de medir esta cantidad. No es válido apuntar a la ausencia de un rasgo del comportamiento en una o pocas sociedades, como evidencia conclusiva de que el rasgo es ambientalmente inducido y no tiene disposición genética en el hombre. Podría ser cierto todo lo contrario.

En resumen, se necesita una disciplina de la genética antropológica. En el intervalo que medie hasta alcanzarla, sería posible caracterizar el biograma humano mediante dos métodos indirectos. En primer lugar, los modelos pueden construirse a partir de las más elementales reglas del comportamiento humano. Tan pronto como puedan someterse a prueba, las reglas caracterizarán el biograma de forma muy similar a como los etogramas, realizados por los zoólogos, identifican a los repertorios de comportamiento «típicos» de las especies animales. Las reglas pueden ser legítimamente comparadas con los etogramas de otras especies de primates. La variación en las reglas entre culturas humanas, a pesar de ser ligera, podría propor-

cionar pistas sobre las diferencias genéticas de base, particularmente cuando esté correlacionada con la variación de rasgos conocidos como heredables. Los científicos sociales, de hecho, han empezado a adoptar esta primera aproximación, pero en un contexto distinto del aquí sugerido. Abraham Maslow (1954, 1972) postuló que los seres humanos responden a una jerarquía de necesidades, de forma que pueden satisfacerse los niveles inferiores antes de prestar mucha atención a los superiores. Las necesidades más básicas son el hambre y el sueño. Cuando ambas se satisfacen, la seguridad llega a ser la consideración primaria, luego la necesidad de pertenecer a un grupo y recibir amor, a continuación auto-estima y, finalmente, auto-actualización y creatividad. La sociedad ideal en el sueño de Maslow es aquella que «fomenta el mayor desarrollo de los potenciales humanos, del grado mayor de humanidad». Cuando el biograma se expresa libremente, su centro de gravedad debería pasar a descansar en los niveles superiores. Un segundo científico social, George C. Homans (1961), ha adoptado una aproximación skinneriana, en un intento por reducir el comportamiento humano al proceso básico del aprendizaje asociativo. Las reglas que postula son las siguientes:

1. Si en el pasado la incidencia de un determinado estímulo-situación ha sido la ocasión en que ha sido recompensada una actividad humana, cuanto más similar sea el estímulo-situación presente al pasado, más probable será que el hombre, en los momentos presentes, emita esta actividad u otra similar a ella.

2. Con cuanta mayor frecuencia dentro de un período de tiempo dado, la actividad de un hombre recompense el comportamiento de otro, más a menudo el otro ejecutará el comportamiento.

3. Cuanto más valiosa sea para un hombre la unidad de actividad que otro le proporcione, más a menudo se comportará de la forma recompensada por la actividad del otro.

4. Cuanto más a menudo haya recibido un hombre en un pasado reciente, una actividad compensadora por parte de otro, menos valiosa llegará a ser para él cualquier otra unidad de tal actividad.

Maslow, el etólogo y visionario, aparece en un mundo aparte del de Homans, behaviorista y reduccionista. Pero sus aproximaciones son reconciliables. Las reglas de Homans puede considerarse que comprenden algunos de los mecanismos capacitadores por los que es expresado el biograma humano. Su palabra operacional es *recompensa*, que es de hecho el conjunto de todas las interacciones definidas por los centros emotivos del cerebro como deseables. De acuerdo con la teoría evolutiva, la deseabilidad se mide en unidades de eficacia biológica y los centros emotivos han sido programados en consecuencia. La jerarquía de Marlow es simplemente el orden de prioridad de los aciertos hacia los que se dirigen las reglas.

La otra aproximación indirecta a la genética antropológica es a través del análisis filogenético. Comparando al hombre con otras especies de primates, podría ser posible la identificación de los rasgos básicos de los primates que yacen por debajo de la superficie y que ayudan a determinar la configuración del comportamiento social superior del hombre. Esta aproximación ha sido emprendida con gran estilo y vigor en una serie de libros populares por Konrad Lorenz *(On Aggression)*, Robert Ardrey *(The Social Contract)*, Desmond Morris *(The Naked Ape)* y Lionel Tiger y Robin Fox *(The Imperial Animal)*. Sus esfuerzos fueron saludables al llamar la atención sobre el status del hombre como especie biológica adaptada a ambientes determinados. La gran atención que recibieron rompió la sofocante presión de los behavioristas extremos, cuya consideración de la mente humana como una máquina de respuestas virtualmente equipotente no era ni correcta ni heurística. Pero su particular manejo del problema tendía a ser ineficaz y confuso. Seleccionaron una hipótesis plausible u otra basándose en la revisión de un pequeño conjunto de especies animales, defendiendo entonces la explicación hasta el límite. La debilidad de este método ya se discutió en un contexto más general en el capítulo 2, no precisándose aquí una nueva repetición.

La correcta aproximación usando la etología comparativa es el basar una rigurosa filogenia de especies estrechamente relaccionadas, en muchos casos biológicos. Entonces el comportamiento social se considera como la variable dependiente y su evolución se deduce de ello. Cuando esto no puede realizarse de una forma que merezca confianza (como en el hombre), el siguiente y mejor procedimiento es el reseñado en el capítulo 7: establecer el nivel taxonómico inferior en el que cada carácter muestra una significativa variación entre taxones. Los caracteres que oscilan de una especie a otra o de un género a otro, son los más lábiles. No podemos extrapolarlos con seguridad de los simios cercopitecoides al hombre. En los primates estas cualidades lábiles incluyen al tamaño del grupo, a la cohesión del mismo, a la apertura de éste hacia los otros, implicación del macho en el cuidado parental, e intensidad y forma de la defensa territorial. Los caracteres se consideran conservativos si permanecen constantes a nivel de familia taxonómica, o a través del orden de los primates, y son los que con mayor probabilidad hayan persistido de forma relativamente inalterada, en la evolución de *Homo*. Estos rasgos conservativos incluyen a los sistemas de dominación agresiva, con machos que generalmente dominan a las hembras; gradación en la intensidad de las respuestas, especialmente en el transcurso de interacciones agresivas; intenso y prolongado cuidado material, con un pronunciado grado de socialización en los jóvenes; y una organización social matrilineal. Esta clasificación de los rasgos del comportamiento ofrece una apropiada base para la formación de hipótesis. Permite una evaluación cualitativa de las probabilidades de que diversos rasgos del comportamiento hayan persistido en el moderno *Homo sapiens*. Por supuesto, existe la posibilidad de que algunos rasgos lábiles sean homólogos entre el hombre y, digamos, el chimpancé. E inversamente, algunos rasgos conservativos en el resto de primates, podrían no obstante haber cambiado durante el origen del hombre. Además, no quiere decirse que la evaluación implique que los rasgos conservativos sean más genéticos —o sea,

que presenten una heredabilidad superior— que los lábiles. La labilidad puede basarse por completo en diferencias genéticas entre especies o poblaciones dentro de las especies. Volviendo finalmente a la cuestión de la evolución cultural, podemos conjeturar de forma heurística que los rasgos que se han demostrado como lábiles, también son los que con mayor probabilidad difieran de una sociedad humana a otra, en base a diferencias genéticas. La evidencia, revisada en la tabla 27-1, está de acuerdo con su concepción básica. Finalmente, sería útil hacer especial hincapié en que la aproximación etológica comparativa no predice de ningún modo los rasgos únicos del hombre. Constituye una regla general de los estudios evolutivos el que la dirección de los saltos cuánticos no pueda deducirse con facilidad de la extrapolación filogenética.

TRUEQUE Y ALTRUISMO RECÍPROCO

La compartición es rara entre los primates no humanos. Se da, sólo de forma rudimentaria en el chimpancé, y quizás en un reducido número de especies de monos y simios del Viejo Mundo. Pero en el hombre es uno de los rasgos sociales más fuertes, alcanzando niveles que desafían a los intensos intercambios trofalácticos en termes y hormigas. En consecuencia, sólo el hombre presenta una economía. Su elevada inteligencia y capacidad de simbolización, hacen posible el auténtico trueque. La inteligencia también permite que los intercambios se estrechen fuera de tiempo, convirtiéndolos en actos de altruismo recíproco (Trivers, 1971). Las convenciones de este sistema de comportamiento se expresan en las familiares expresiones de la vida cotidiana:

> «Dame algo ahora; te lo devolveré luego.»
> «Ayúdame en este momento, y seré tu amigo cuando me necesites.»
> «No pensé realmente que el rescate fuera heroísmo; sólo fue lo que hubiera esperado que los otros hicieran por mí o por mi familia en la misma situación.»

El dinero, tal y como Talcott Parsons se complace en apuntar, no tiene valor en sí mismo. Consiste sólo en trozos de metal y hojas de papel por los que los hombres se comprometen a rendir diversas cantidades de propiedades y servicios según la demanda; en otras palabras, se trata de una cuantificación del altruismo recíproco.

Quizás la primera forma de trueque en las más tempranas sociedades humanas fuera el intercambio de la carne capturada por los hombres por alimentos vegetales recogidos por las mujeres. Si las sociedades cazadoras-recolectoras actuales reflejan el estado primitivo, este intercambio formaría un importante elemento en una forma distintiva de vínculo sexual.

Fox (1972), siguiendo a Lévi-Strauss (1949), ha argüido a partir de la evidencia etnográfica que un primario paso clave en la evolución social humana, fue la utilización de las mujeres en el trueque. A medida que los hombres aumentaban su status a través del control sobre las mujeres, las utilizaron como objetos de intercambio para afianzar alianzas y apuntalar redes familiares. Las sociedades preliterarias se caracterizan por reglas complejas de matrimonio, que a menudo pueden ser interpretadas directamente como corredurías del poder. Éste es en particular el caso donde las reglas matrimoniales negativas elementales, que proscriben ciertos tipos de uniones, se ven suplementadas por reglas positivas que dirigen los intercambios que deben realizarse. Dentro de las sociedades aborígenes australianas individuales, existen dos partes entre las que se permiten los matrimonios. Los hombres de cada parte trafican con sus sobrinas, o más específicamente, con las hijas de sus hermanas. El poder se acumula con la edad, pues un hombre puede controlar a las descendientes de sobrinas tan remotas como las hijas de las hijas de sus hermanas. Combinado con la poliginia, el sistema asegura ventajas tanto políticas como genéticas para los ancianos de la tribu.

En toda su complejidad, la formalización de intercambios maritales entre tribus presenta casi el mismo efecto genético que el vagabundeo al azar de los monos machos de una a otra tropa o el intercambio de jóvenes hembras maduras entre poblaciones de chimpancés. De forma aproximada, el 7,5 % de los matrimonios contratados entre los aborígenes australianos, antes de la influencia europea, eran intertribales, y tasas similares han sido reportadas en indios brasileños y otras sociedades preliterarias (Morton, 1969). Recordaremos (capítulo 4) que una corriente genética del orden del 10 % por generación es más que suficiente para contrarrestar ampliamente las intensas presiones naturales que tienden a diferenciar a las poblaciones. Así pues, los intercambios maritales inter-tribales son un factor principal que crea el elevado grado observado de similitud genética entre poblaciones. La base adaptativa última de la exogamia no es la corriente genética de por sí, sino la evasión de la endogamia. De nuevo, un 10 % de corriente genética basta al respecto.

La microestructura de la organización social humana está basada en sofisticadas evaluaciones mutuas que conducen al establecimiento de contratos. Según Erving Goffman percibiera correctamente, un extraño es rápida pero cortésmente explorado, con el fin de determinar su status socio-económico, inteligencia y educación, auto-percepción, actitudes sociales, competencia, habilidad en los negocios y estabilidad emocional. La información, buena parte de la cual se da y se absorbe de forma subconsciente, tiene un valor eminentemente práctico. La prueba debe ser profunda, para que el individuo intente crear la impresión de que le conferirá la máxima ventaja. Como mínimo, maniobra para evitar el revelado de información que pueda poner en peligro su status. La presentación de uno mismo puede esperarse que contenga elementos decepcionantes:

> Muchos factores cruciales yacen más allá del tiempo y el espacio de la interacción, o yacen conciliados con ella. Por ejemplo, las «auténticas» o «reales» actitudes, creencias y emociones del individuo, sólo pueden

Tabla 27-1

Rasgos sociales generales en los seres humanos, clasificados de acuerdo con que sean únicos, pertenezcan a una clase de comportamientos que sean variables a nivel de especies o géneros en el resto de primates (lábiles), o pertenezcan a una clase de comportamientos uniformes en el resto de primates (conservativos).

Rasgos de los primates evolutivamente lábiles	Rasgos de los primates evolutivamente conservativos	Rasgos humanos
		COMPARTIDOS CON ALGUNOS OTROS PRIMATES
Tamaño del grupo		Altamente variable
Cohesión del grupo		Altamente variable
Apertura del grupo hacia otros		Altamente variable
Implicación masculina en el cuidado parental		Fuerte
Estructura de atención		Centrípeta sobre los machos conductores
Intensidad y forma de la defensa territorial		Altamente variable, pero la territorialidad es general
		COMPARTIDOS CON TODOS O CASI TODOS LOS OTROS PRIMATES
	Sistemas de dominación agresiva, dominando los machos a las hembras	De acuerdo con otros primates, aunque variable
	Gradación de respuestas, especialmente en las interacciones agresivas	De acuerdo con otros primates
	Cuidado materno prolongado; pronunciada socialización de los jóvenes	De acuerdo con otros primates
	Organización matrilineal	De acuerdo en su mayoria con otros primates
		ÚNICOS
		Auténtico lenguaje, cultura elaborada
		Actividad sexual continua a lo largo del ciclo menstrual
		Tabús de incesto formalizados y reglas de intercambio matrimonial con reconocimiento de los lazos familiares
		División cooperativa del trabajo entre machos y hembras adultos

averiguarse de forma indirecta, a través de sus confesiones o de lo que parecen ser comportamientos expresivos involuntarios. De forma similar, si un individuo ofrece a los otros un producto o un servicio, ellos hallarán con frecuencia que durante la interacción, no habrá tiempo o lugar inmediatamente disponible para asimilar la prueba que pueda hallarse en ello. Se verán forzados a aceptar algunos acontecimientos como signos convencionales o naturales de algo que no está directamente disponible para los sentidos. (Goffman, 1959)

La decepción y la hipocresía no son ni diablos absolutos que los hombres virtuosos supriman hasta un nivel mínimo, ni rastros animales residuales que esperen ser borrados mediante una mayor evolución social. Son mecanismos muy humanos que conducen los complejos asuntos diarios de la vida social. El nivel en cada sociedad en particular podría representar un compromiso que refleja el tamaño y complejidad de la misma.

Si el nivel es demasiado bajo, otros se aprovecharán de la ventaja y vencerán. Si es demasiado elevado, el ostracismo será el resultado. La honestidad completa en todas las facetas no es la respuesta. La antigua sinceridad del primate destruiría la delicada fábrica de la vida social, que ha sido construida en las poblaciones humanas más allá de los límites del clan inmediato. Tal y como hiciera notar Louis J. Halle, las buenas maneras se han convertido en un sustituto del amor.

VÍNCULOS, SEXO Y DIVISIÓN DEL TRABAJO

El sillar de casi todas las sociedades humanas es el núcleo familiar (Reynolds, 1968; Leibowitz, 1968). La población de una ciudad industrial, al igual que una banda de cazadores-recolectores del desierto australiano, se organiza alrededor de esta unidad. En ambos casos, la familia se mueve entre comunidades regionales, que mantienen complejos lazos con los familiares primarios mediante las visitas (o llamadas telefónicas y cartas), y el intercambio de regalos. Durante el día, la mujer y los niños permanecen en el área residencial, mientras que los hombres buscan algo que cazar o un equivalente simbólico, en forma de trueque y dinero. Los hombres cooperan en bandas para cazar o tratar con grupos vecinos. De no tratarse realmente de relaciones de sangre, tienden al menos a actuar como «bandas de hermanos». Los lazos sexuales se contratan cuidadosamente observando las costumbres tribales, y se intenta que sean permanentes. La poligamia, ya encubierta o ya explícitamente sancionada por las costumbres, es practicada de forma preferente por los hombres. El comportamiento sexual es casi continuo a lo largo del ciclo menstrual, y está marcado por un extenso juego previo. Morris (1967a), según los datos de Masters y Johnson, ha enumerado los únicos rasgos de la sexualidad humana que considera asociados con la pérdida del vello corporal: los redondeados y protuberantes senos de las mujeres jóvenes, el enrojecimiento de áreas de piel durante el coito, la vasodilatación e incremento de la sensibilidad erógena de los labios, partes suaves de la nariz, orejas, pezones, aréolas y genitales, y el gran tamaño del pene masculino, especialmente durante la erección. Según Darwin notara en 1871, incluso la desnuda piel de la mujer es utilizada como un desencadenador. Todas estas alteraciones sirven para cimentar los vínculos permanentes, que no se hallan temporalmente relacionados con el momento de la ovulación. El estro se ha reducido a un vestigio, para consternación de aquellos que intentan practicar el control de natalidad gracias al método rítmico. El comportamiento sexual se ha disociado en gran medida del acto de la fertilización. Es irónico que los religiosos que prohíben la actividad sexual excepto con propósitos de procreación, lo hagan basándose en la «ley natural». Es un esfuerzo mal orientado en etología comparada, que se basa en el incorrecto supuesto de que en la reproducción, el hombre es esencialmente igual que los otros animales.

La extensión y la formalización del parentesco, que prevalecen en casi todas las sociedades humanas, también constituyen rasgos únicos en la biología de nuestra especie. Los sistemas de parentesco proporcionan al menos tres ventajas distintas. En primer lugar, unen las alianzas entre tribus y unidades subtribales, y proporcionan una vía para la conflictiva emigración libre de los miembros jóvenes. En segundo lugar, constituyen una parte importante del sistema de trueque por el cual ciertos machos alcanzan la dominación y el liderazgo. Finalmente, sirven de mecanismo homeostático para observar a los grupos a través de los tiempos difíciles. Cuando el alimento escasea, las unidades tribales pueden recabar una ayuda altruista de sus aliados de una forma desconocida en otros primates sociales. Los indios Athapaskan Dogrib, un pueblo cazador-recolector del ártico canadiense nor-occidental, constituyen un ejemplo. Los athapaskans se organizan toscamente gracias al principio de unión primariamente bilateral (June Helm, 1968). Las bandas locales vagan a través de un territorio común, estableciendo contactos intermitentes e intercambiando miembros por matrimonios entre parientes. Cuando el hambre apremia, las bandas en peligro pueden unirse a aquellas que se hallan temporalmente en mejor situación. Un segundo ejemplo es el de los Yanomamos de Sudamérica, quienes confían en los familiares cuando sus cosechas son destruidas por el enemigo (Chagnon, 1968).

A medida que las sociedades pasan de bandas a tribus, hasta soberanías y estados, algunos de los sistemas de vínculos se extienden hasta más allá de las redes familiares, para incluir otros tipos de alianzas y acuerdos económicos. Debido a que las redes son tan extensas, las líneas de comunicación tan largas y las interacciones más diversas, los sistemas totales se hacen muchísimo más complejos. Pero las reglas morales en que se basan estos arreglos no parecen haberse alterado mucho. El individuo medio aún opera bajo un código formalizado que no está más elaborado que el que gobierna a los miembros de las sociedades cazadoras-recolectoras.

REPRESENTACIÓN DE PAPELES Y POLIETISMO

El superhombre, al igual que la superhormiga o el superlobo, jamás puede ser un individuo; es la sociedad, cuyos miembros se diversifican y cooperan para crear un compuesto que está más allá de la capacidad de cualquier organismo concebible. Las sociedades humanas han florecido hasta niveles de extrema complejidad, debido a que sus miembros tienen inteligencia y flexibilidad como para representar papeles de virtualmente cualquier grado de especificación, y de conmutarlos según lo exija la ocasión. El hombre moderno es un actor de muchas partes que muy bien pudiera haber alcanzado su límite debido a las demandas constantemente variables de su ambiente. Según la observación de Goffman (1961), «Quizás haya épocas en que un individuo vaya de un lado para otro como un soldado de madera, encasillado en un determinado papel. Es cierto que

aquí y allí podemos precipitarnos por un momento cuando un individuo monta totalmente a horcajadas en un solo papel, con la cabeza erguida y los ojos mirando al frente, pero al siguiente momento la imagen se descompone en muchas piezas y el individuo se escinde en personas diferentes que mantienen los lazos de distintas esferas de la vida mediante sus manos, dientes y gestos. Cuando se observa de cerca, el individuo, que reúne de diversas formas todas las conexiones que tiene en la vida, se convierte en un trazo confuso». Esto constituye una ligera cuestión sobre el hecho de que el más agudo problema interno del hombre moderno, es la identidad.

Los papeles en las sociedades humanas son fundamentalmente distintos a las castas en los insectos sociales. Los miembros de las sociedades humanas a veces cooperan de forma muy parecida a la de los insectos, pero con mayor frecuencia compiten por los limitados recursos asignados al sector de su papel. El mejor y más emprendedor de los actores que representan un papel, usualmente gana un reparto desproporcionado de recompensas, mientras que los menos afortunados son desplazados hacia otras posiciones menos deseables. Además, los individuos intentan moverse hacia posiciones socioeconómicas superiores cambiando los papeles. También se produce una competencia entre clases, y en grandes momentos de la historia ha demostrado ser determinante para el cambio social.

Una cuestión clave de la biología humana es la de si existe una predisposición genética a entrar en ciertas clases, y a representar ciertos papeles. Las circunstancias bajo las que pudiera darse esta diferenciación genética pueden concebirse con facilidad. La heredabilidad de al menos algunos parámetros de la inteligencia y de los rasgos emotivos, bastan para responder a una moderada cantidad de selección disruptiva. Dahlberg (1947) demostró que si un solo gen parece ser el responsable del éxito y auge en el status, puede concentrarse con rapidez en las clases socioeconómicamente superiores. Supongamos por ejemplo, que existen dos clases, cada una de las cuales se inicia con sólo el 1 % de frecuencia homozigótica del gen que tiende a aumentar. Supongamos además que el 50 % de homozigotos de la clase inferior son transferidos hacia arriba en cada generación. Entonces, sólo en diez generaciones, según los tamaños relativos de los grupos, la clase superior estará comprendida por un 20 % de homozigotos o más, y la inferior sólo por el 0,5 % o menos. Haciendo uso de un argumento similar, Herrnstein (1971b) propuso que, a medida que las oportunidades ambientales llegan a ser más aproximadamente iguales dentro de las sociedades, los grupos socioeconómicos se definirán cada vez más merced a diferencias genéticamente basadas en la inteligencia.

Una intensa desviación inicial hacia semejante estratificación, es la creada cuando una población humana conquista y subyuga a otra, acontecimiento bastante común en la historia del hombre. Las diferencias genéticas en los rasgos mentales, a pesar de ser ligeras, tienden a ser preservadas por el auge de las barreras de clase, la discriminación racial y cultural y los «ghettos» físicos. El genetista C. D. Darlington (1969), entre otros, postuló que este proceso es la fuente primaria de diversidad genética dentro de las sociedades humanas.

Incluso a pesar de la plausibilidad del argumento general, hay pocas pruebas de una solidificación hereditaria del status. Las castas de la India han existido durante 2000 años, lo que es más que suficiente para la divergencia evolutiva, pero difieren sólo ligeramente en cuanto a tipo sanguíneo y otros rasgos anatómicos y fisiológicos mensurables. Pueden identificarse poderosas fuerzas que actúan en contra de la fijación genética de las diferencias de casta. En primer término, la evolución cultural es demasiado fluida. A través de un período de décadas, o como máximo de siglos, los «ghettos» se ven reemplazados, las razas y pueblos vasallos son liberados y los conquistadores, conquistados. Incluso dentro de sociedades relativamente estables, las vías de ascensión son numerosas. Las hijas de las clases inferiores tienden a casarse de forma ascendente. Los éxitos en el comercio o la política pueden catapultar a una familia desde virtualmente cualquier grupo socioeconómico a la clase imperante, en una sola generación. Además, hay muchos genes de Dahlberg y no sólo el postulado para el argumento en el modelo más simple. Los factores hereditarios del éxito humano son intensamente poligénicos y forman una larga lista, habiéndose medido sólo unos pocos de ellos. El coeficiente de inteligencia constituye sólo un subconjunto de los componentes de la misma. Otras cualidades menos tangibles, pero igualmente importantes, son la creatividad, la capacidad de empresa, el empuje y el vigor mental. Vamos a suponer que los genes que contribuyen a estas cualidades se hallan dispersados por muchos cromosomas. Supongamos además que algunos de los rasgos no están correlacionados, o que incluso lo están de forma negativa. Bajo estas circunstancias, sólo las más intensas formas de selección disruptiva desembocarían en la formación de conjuntos estables de genes. Una circunstancia mucho más probable es la que aparentemente prevalece: el mantenimiento de grandes cantidades de diversidad genética dentro de sociedades, y la vaga correlación de algunos de los rasgos genéticamente determinados con el éxito. Este proceso de contienda es acelerado por continuas variaciones en las fortunas de familias individuales de una generación a la siguiente.

Incluso así, la influencia de factores genéticos hacia la suposición de ciertos papeles *amplios,* no puede descartarse. Consideremos la homosexualidad masculina. Los estudios de Kinsey y sus colaboradores muestran que, en la década de los cuarenta, aproximadamente el 10 % de los hombres sexualmente maduros de los Estados Unidos, eran principal o exclusivamente homosexuales, durante al menos los tres años anteriores a la entrevista. La homosexualidad también es exhibida en fracciones comparablemente elevadas de las poblaciones masculinas de muchas otras culturas, sino de la mayoría. Los datos sobre gemelos de Kallmann indican la probable existencia de una predisposición genética hacia esta condición. En consonancia, Hutchinson (1959) sugirió que los genes homosexuales podrían presentar una superior eficacia en condiciones

de heterozigosis. Su razonamiento siguió líneas que ahora son estándar en el pensamiento de la genética de poblaciones. El estado homosexual resulta en sí mismo en una eficacia biológica inferior, pues por supuesto, los hombres homosexuales se casan con una frecuencia mucho menor y tienen mucha menos descendencia que sus compañeros inequívocamente heterosexuales. La manera más simple en que los genes que producen tal condición puedan mantenerse en la evolución, es siendo superiores en estado de heterozigosis, o sea, si los heterozigotos sobreviven mejor hasta la madurez, producen más descendencia, o ambas cosas. Una interesante hipótesis alternativa es la sugerida por Herman T. Spieth (comunicación personal) y desarrollada de forma independiente por Robert L. Trivers (1974). Los miembros homosexuales de las sociedades primitivas pudieran haber funcionado como ayudantes, ya fuera cazando en compañía de otros hombres o en ocupaciones más domésticas en los lugares donde vivían. Liberados de las especiales obligaciones de los deberes parentales, pudieran haber operado con especial eficacia en la asistencia de los parientes próximos. Los genes favorecedores de la homosexualidad podrían mantenerse entonces en un elevado nivel de equilibrio debido sólo a la selección familiar. Queda por decir que, si tales genes existen realmente, casi con toda certeza serían de penetración incompleta y variables en cuanto a expresividad, lo que significa cuáles de los que muestren los genes desarrollarán el rasgo del comportamiento, y hasta qué punto, dependerá de la presencia o ausencia de genes modificadores y de la influencia del ambiente.

Existen otros tipos básicos y quizás las tendencias permanezcan totalmente a la vista. En su estudio de los niños de las guarderías británicas, Blurton Jones (1969) distinguió dos tipos de comportamiento aparentemente básicos. Los «verbalistas», en pequeña minoría, a menudo permanecían solos, raras veces se desplazaban y casi nunca se unían a juegos rudos. Charlaban mucho y paseaban la mayor parte del tiempo ojeando libros. Los otros niños eran «hacedores». Se reunían en grupos, se desplazaban mucho y pasaban la mayor parte del tiempo pintando y haciendo objetos en lugar de charlar. Blurton Jones especuló que la dicotomía procede de una temprana divergencia en el desarrollo del comportamiento, que persiste hasta la madurez. Si esto resultara ser general, podría contribuir fundamentalmente a la diversidad dentro de las culturas. No hay forma de saber si la divergencia, en última instancia, es de origen genético o si se ve acelerada por completo debido a experiencias a temprana edad.

COMUNICACIÓN

Todo el comportamiento social único del hombre gira en torno a su utilización del lenguaje, que también a su vez es único. En cualquier lenguaje, las palabras reciben definiciones arbitrarias dentro de cada cultura y se ordenan según una gramática que imparte nuevos significados por encima y más allá de las definiciones. La cualidad totalmente simbólica de las palabras y la sofisticación de la gramática, permiten la creación de mensajes cuyo número es potencialmente infinito. Incluso es posible una comunicación sobre el sistema en sí mismo. Ésta es la naturaleza esencial del lenguaje humano. Los atributos básicos pueden romperse, y otros rasgos del proceso de transmisión añadirse, hasta un total de 16 caracteres de diseño (C. F. Hockett, revisado por Thorpe, 1972a). La mayoría de caracteres se encuentran, al menos de forma rudimentaria, en algunas otras especies de animales. Pero la productividad y la riqueza de los lenguajes humanos es algo a lo que ni remotamente se aproximan los chimpancés, de los que se piensa emplean signos en frases simples. El desarrollo de la palabra humana representa un salto cuántico en la evolución, comparable al del ensamblaje de la célula eucariota.

Incluso sin palabras, la comunicación humana sería la más rica conocida. El estudio de la comunicación no verbal ha llegado a ser una floreciente rama de las ciencias sociales. Su codificación se hace difícil por el papel auxiliar que muchas de las señales juegan en la comunicación verbal. Las categorías de estas señales se definen a menudo de forma inconsistente y las clasificaciones raras veces son congruentes (véase, por ejemplo, a Rensky, 1966; Crystal, 1969; Lyons, 1972). En la tabla 27-2 puede verse una distribución compuesta que espero esté libre de contradicciones internas y que al mismo tiempo esté de acuerdo con el uso corriente. El número de las señales no vocales, incluidas todas las expresiones faciales, posturas corporales y movimientos, y toques, probablemente superen el número de 100. Brannigan y Humphries (1972) elaboraron una lista de 136, que opinan aproximarse a lo exhaustivo. El número está de acuerdo con el cálculo absolutamente independiente de Birdwhistle (1970), quien cree que, a pesar de las 250 000 expresiones del rostro humano, menos de 100 conjuntos de ellas comprenden símbolos distintos y significativos. El para-lenguaje vocal, desde el preciso instante en que no puede separarse de las modificaciones prosódicas de la auténtica palabra, no ha sido catalogado de forma tan con-

Tabla 27-2
Sistemas de comunicación humana.

I. Comunicación verbal (lenguaje): emisión de palabras y frases
II. Comunicación no verbal
    A. *Prosodia:* tono, tempo, ritmo, volumen, espaciado y otras cualidades de la voz que modifican el significado de las emisiones verbales
    B. *Paralenguaje:* señales separadas de las palabras, utilizadas para suplementar o modificar el lenguaje
        1. Paralenguaje vocal: gruñidos, risas, carcajadas, sollozos, gritos y otros sonidos no verbales
        2. Paralenguaje no verbal: postura corporal, movimiento y contacto (comunicación cinésica); posiblemente, también comunicación química

cienzuda. Grant (1969) reconoció 6 sonidos distintos, pero este número podría ser multiplicado varias veces por un zoólogo acostumbrado a preparar etogramas de otras especies de primates. En resumen, todas las señales paralingüísticas reunidas casi con toda certeza exceden de las 150, y pudieran estar próximas a las 200. Este repertorio es superior que el de la mayoría de otros mamíferos y aves, según un factor de tres o más, y supera ligeramente a los repertorios totales tanto de los macacos rhesus como de los chimpancés reunidos.

Otra distinción útil en el análisis del para-lenguaje humano puede establecerse entre señales que sean prelingüísticas, que se definen como de haber sido de utilidad antes del origen evolutivo del auténtico lenguaje y aquellas postlingüísticas. Estas últimas es más probable que se hayan originado como meras ayudas para la palabra. Una aproximación al problema es mediante el análisis filogenético de propiedades relevantes de la comunicación en los primates. Hooff (1972), por ejemplo, ha establecido los homólogos de la sonrisa y de la risa en las expresiones faciales de los simios cercopitecoides, clasificando así estos comportamientos humanos entre nuestras más primitivas y universales señales.

El lenguaje humano, según arguye Marler (1965), probablemente arrancara de señales vocales ricamente graduadas, similares a las empleadas por los macacos rhesus y los chimpancés, en oposición a los sonidos más discretos que caracterizan los repertorios de algunos de los primates inferiores. Los niños humanos pueden emitir una amplia variedad de vocalizaciones, que se parecen a las de macacos, babuinos y chimpancés. Pero en un desarrollo muy temprano, se convierten en los peculiares sonidos del habla humana. Múltiples plosivos, fricativos, nasalizaciones, vocales y otros sonidos se combinan para crear alrededor de 40 fonemas básicos. La boca y el tracto respiratorio superior humanos, se han modificado mucho para permitir esta competencia vocal (véase la figura 27-2). Los cambios cruciales están asociados con la postura erecta del hombre, que puede haber proporcionado el ímpetu inicial pero no suficiente, hacia la modificación presente. Con el rostro dirigido por completo hacia adelante, la boca dio camino hacia el espacio faríngeo superior con un ángulo de 90 g. Esta configuración ayudó a retrasar la base lingual, hasta formar parte de la pared delantera del tracto faríngeo superior. De forma simultánea, el espacio faringeal y la epiglotis se alargaron considerablemente.

Estos dos cambios principales, la variación de la posición de la lengua y la prolongación del tracto faringeal, son los responsables de la versatilidad en la producción de sonidos. Cuando el aire es forzado hacia arriba a través de las cuerdas vocales, genera un zumbido que puede ser cambiado de intensidad y duración, pero no en las cualidades capitales del tono, que producen la diferenciación del fonema. Este último efecto se consigue a medida que el aire asciende por el tracto faringeal y la cavidad bucal, hasta ser expelido por la boca. Todas estas estructuras forman un tubo de aire que, al igual que cualquier cilindro, sirven como resonador. Cuando se alteran su forma y posición, el tubo acentúa diferentes combinaciones de frecuencias que emanan de las cuerdas vocales. El resultado, ilustrado en la figura 27-2, son los sonidos que distinguimos como fonemas (véase también a Lenneberg, 1967, así como a Denes y Pinson, 1973).

Sin embargo, el gran avance de la adquisición del lenguaje no provino de la capacidad para formar muchos sonidos. Después de todo, es teóricamente posible para un ser muy inteligente el proferir una *sola* palabra y aún comunicarse con rapidez. Sólo necesita programarse como una computadora digital. Las variaciones en volumen, duración y grado de celeridad, podrían añadirse para aumentar aún más la tasa de transmisión. Debemos recordar que una sola sustancia química, de modularse perfectamente bajo condiciones ideales, puede generar más de 10 000 por segundo, lo que excede en mucho a la capacidad de la palabra humana. Los lenguajes humanos obtienen su poder a partir de la dependencia del significado en la ordenación lineal de las palabras en lugar de la sintaxis. Cada lenguaje posee una gramática, que es el conjunto de reglas que gobiernan a la sintaxis. Para una auténtica comprensión de la naturaleza y origen de la gramática, debería llegarse a un profundo conocimiento de la construcción de la mente humana. Pueden distinguirse tres modelos en competencia que intentan describir las reglas conocidas:

Primera hipótesis: *Modelo probabilístico de izquierda a derecha*. La explicación favorecida por los psicólogos behavioristas extremados es que la incidencia de una palabra es markoviana, lo que significa que su probabilidad se ve determinada por la palabra inmediatamente anterior, o por una cadena de palabras. El niño en desarrollo aprende cuáles son las palabras que debe unir en cada circunstancia apropiada.

Segunda hipótesis: *Modelo aprendido de estructura profunda*. Existe un número limitado de principios formales por los que las frases de palabras, se combinan y yuxtaponen para crear nuevos significados. El niño, de forma más o menos inconsciente, aprende la íntima estructura de su propia cultura. A pesar de que los principios son de número finito, las frases que pueden generarse a partir de ellos son infinitas. Los animales no pueden hablar simplemente debido a que carecen de capacidad cognoscitiva o intelectual, no por la ausencia de alguna «facultad de lenguaje» en especial.

Tercera hipótesis: *Modelo innato de estructura profunda*. Los principios formales existen, como se sugiere en la hipótesis número dos, pero son parcial o totalmente genéticos. En otras palabras, al menos algunos de los principios emergen por maduración de una forma invariable. Un corolario de esta proposición es que buena parte de la estructura profunda de la gramática se halla ampliamente extendida, de no ser universal, en el género humano, a pesar de las profundas diferencias en cuanto a estructura superficial y significado de las palabras que existen entre las lenguas. Un segundo corolario es, que los animales no pueden hablar debido a que carecen de esta facultad innata del lenguaje, que es una propiedad humana cualitativamente única, y no simplemente el resultado

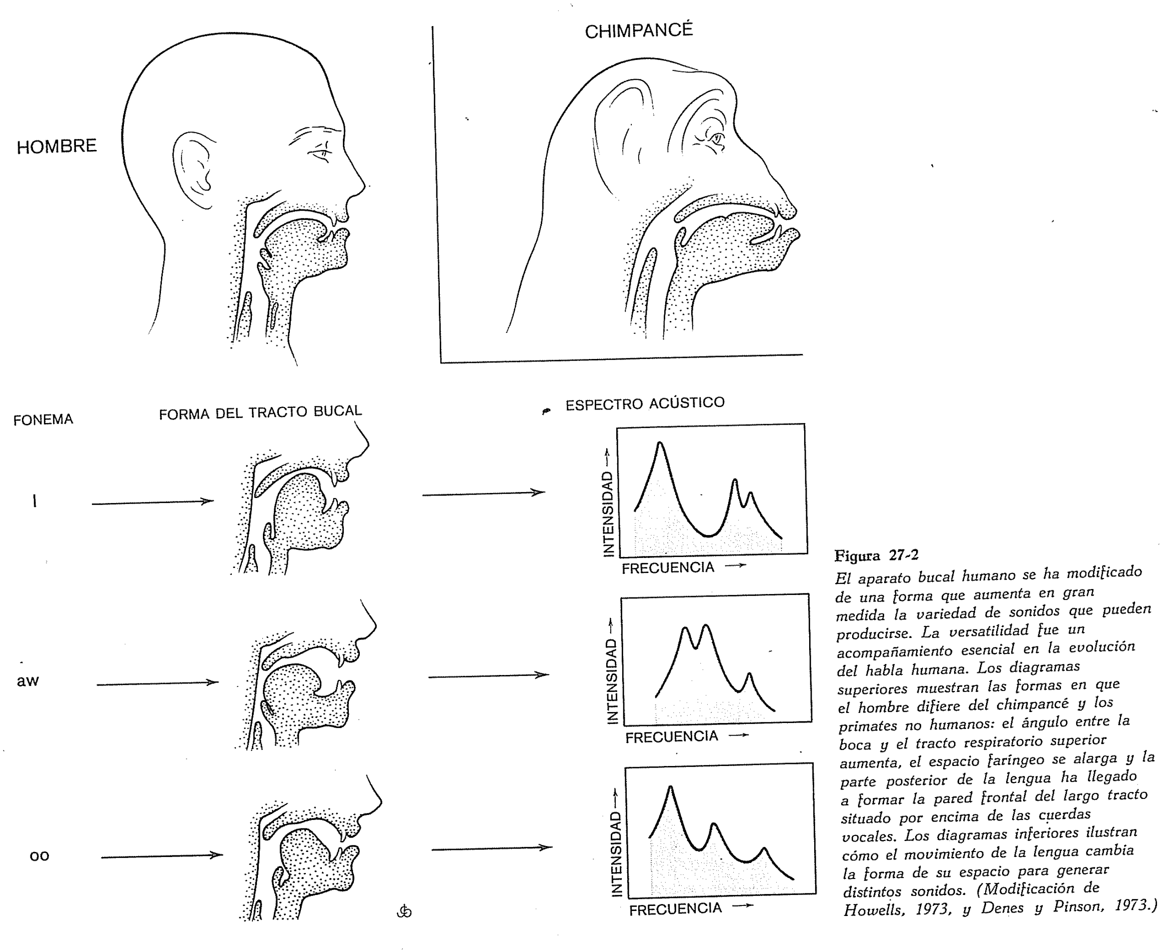


Figura 27-2
El aparato bucal humano se ha modificado de una forma que aumenta en gran medida la variedad de sonidos que pueden producirse. La versatilidad fue un acompañamiento esencial en la evolución del habla humana. Los diagramas superiores muestran las formas en que el hombre difiere del chimpancé y los primates no humanos: el ángulo entre la boca y el tracto respiratorio superior aumenta, el espacio faríngeo se alarga y la parte posterior de la lengua ha llegado a formar la pared frontal del largo tracto situado por encima de las cuerdas vocales. Los diagramas inferiores ilustran cómo el movimiento de la lengua cambia la forma de su espacio para generar distintos sonidos. (Modificación de Howells, 1973, y Denes y Pinson, 1973.)

de la inteligencia cualitativamente superior del hombre. El modelo innato de estructura profunda es el que ha llegado a asociarse con mayor prominencia al nombre de Noam Chomsky, y parece estar corrientemente favorecido por la mayoría de psicolingüistas.

El modelo probabilístico de izquierda a derecha ya ha sido casi eliminado, al menos en su versión extrema. El número de probabilidades transicionales que debería aprender un niño para computar en un lenguaje como el inglés es enorme, y simplemente no hay tiempo suficiente en la infancia para dominarlas todas (Miller, Galanter y Pribram, 1960). Las reglas gramaticales se aprenden realmente con mucha rapidez y en una secuencia predecible, pasando el niño a través de formas de construcción que anticipan la forma adulta, mientras difieren significantemente de ella (Brown, 1973). Este tipo de ontogenia es típica en la maduración de componentes innatas del com-

portamiento animal. No obstante, la similitud no puede tomarse como una conclusiva evidencia de un programa genético general a la humanidad.

La resolución última del problema, como Roger Brown y otros psicolingüistas del desarrollo han expresado, no puede conseguirse hasta que la gramática profunda en sí misma se haya caracterizado con seguridad. Esta es un área de investigación relativamente nueva, que escasamente data más allá de *Syntactic Structures* de Chomsky (1957). Desde el comienzo ha estado marcada por una argumentación complicada y rápidamente cambiante. Las ideas básicas han sido presentadas en revisiones recientes por Slobin (1971) y Chomsky (1972). Aquí bastará con definir los procesos principales reconocidos por los nuevos análisis en lingüística. La *gramática de la estructura de la frase,* de lo que puede verse un ejemplo en la figura 27-3, está formada por las reglas con que se construyen las frases de una forma jerárquica. Las frases pueden considerarse como módulos que son sustituidos por otros equivalentes, o añadirse *de novo* en sentencias para cambiar los significados. Estos elementos no pueden dividirse ni intercambiarse las partes, sin crear serias dificultades. En el ejemplo «el chico golpeó la pelota», «la pelota» es intuitivamente una de tales unidades. Puede eliminarse con facilidad y reemplazarse con alguna otra frase como «el volante» o simplemente por la palabra «la». La combinación «golpea la» no es una de tales unidades. A pesar de que ambas palabras se hallen yuxtapuestas, no pueden reemplazarse con facilidad sin crear dificultades para la construcción de todo el resto de la sentencia. Observando las reglas que todos conocemos de forma subconsciente, la sentencia puede ampliarse mediante la inserción de frases apropiadamente seleccionadas: *Después de tomar su posición,* el *joven* chico *se balanceó dos veces y finalmente* golpeó la pelota, *corriendo hacia la primera base.*

En resumen, la gramática de la estructura de la frase decreta las formas en que pueden formarse las frases. Genera lo que se ha denominado estructura profunda de la cadena de palabras, en oposición a la estructura superficial o mero orden en que aparecen las palabras individuales. Pero por supuesto, las secuencias en que aparecen las frases y palabras terminales, son cruciales para el significado de la sentencia. «El chico golpeó la pelota» es muy diferente de «¿Qué golpeó el chico?», a pesar de que la estructura profunda (frase) sea similar. Las reglas por las que las estructuras profundas se convierten en superficiales, mediante la reunión de frases, se denominan *gramática de transformación.* Una transformación es una operación que convierte la estructura de una frase en otra. Entre las operaciones más básicas están las sustituciones («qué» por «la pelota»), el desplazamiento (situando «qué» antes del verbo) y la permutación (alterando las posiciones de palabras relacionadas).

Los psicolingüistas han descrito tanto la estructura de la frase como la gramática de transformación. La evidencia no parece ser adecuada, sin embargo, para elegir entre las hipótesis dos y tres, en otras palabras, para decidir si la gramática está innatamente programada, o si se aprende. Las operaciones básicas de transformación se conocen en todas las lenguas conocidas. Sin embargo, esta observación no establece en sí misma que las precisas reglas de la transformación sean las mismas.

¿Existe una gramática universal? Esta pregunta es difícil de contestar, puesto que la mayoría de intentos de generalizar las reglas de la gramática profunda, se han basado en el contenido semántico de un lenguaje determinado. Los estudiantes del tema raras veces afrontan el problema como si fuera genuinamente científico, de una forma que revelaría hasta qué punto podría ser concreto y soluble. De hecho, los científicos naturales se ven fácilmente frustrados por la cualidad difusa y oblicua de buena parte de la literatura psicolingüística, que a menudo no parecen importarle los usuales cánones de la proposición y la evidencia. La razón es que muchos de los escritores, incluyendo a Chomsky, son estructuralistas según la tradición de Lévi-Strauss y Piaget. Se acercan al tema con la implícita visión de que los procesos de la mente humana están realmente estructurados, y que también son discretos,

REGLAS DE LA ESTRUCTURA GRAMATICAL DE LA FRASE

1. SENTENCIA	FRASE NOMINAL + FRASE VERBAL
2. FRASE NOMINAL	ARTÍCULO + NOMBRE
3. FRASE VERBAL	VERBO + FRASE NOMINAL
4. ARTÍCULO	el, la, un, una
5. NOMBRE	chico, chica, pelota
6. VERBO	golpea

ÁRBOL DE ESTRUCTURAS DE LA FRASE

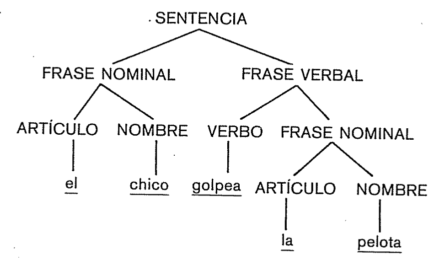


Figura 27-3

Ejemplo de las reglas de la estructura gramatical de la frase. La frase simple «El chico golpea la pelota» puede verse que consiste en una jerarquía de frases. En cada nivel, una frase puede sustituirse por otra de composición equivalente, pero las frases no pueden escindirse ni intercambiar sus elementos. (Basado en Slobin, 1971.)

enumerables y evolutivamente únicos, sin demasiadas necesidades de referirlos a las formulaciones de otras disciplinas científicas. El análisis no es teórico en el sentido de que fracasa al argüir a partir de postulados que pueden someterse a prueba y extenderse de forma empírica. Algunos psicólogos, incluyendo a Roger Brown y a sus asociados, así como a Fodor y Garret (1966), han aducido proposiciones comprobables y las han perseguido con resultados mixtos, pero la pista de la especulación en gramática profunda no ha sido fácil de seguir, incluso para estos meticulosos experimentalistas.

Al igual que los poetas naturalistas, los estructuralistas celebran las personales visiones idiosincrásicas. Arguyen a partir de premisas ocultas, confiando en gran medida en la metáfora y la ejemplificación y considerando muy poco el método de múltiples hipótesis adversas. Con toda claridad, esta disciplina, una de las más importantes de toda la Ciencia, está madura para la aplicación de una rigurosa teoría y para una investigación experimental propiamente engranada.

Una cuestión clave que la nueva lingüística jamás podrá responder es, cuándo se originó el lenguaje humano. ¿Apareció el habla con el primer uso de las herramientas de piedra y la construcción de refugios por parte de los hombres-simio del género *Australopithecus*, hace alrededor de un millón de años? ¿O esperó a que surgiera el moderno *Homo sapiens*, o incluso el desarrollo de ritos religiosos en los pasados 100 000 años? Lieberman (1968) cree que la fecha es relativamente reciente. Interpreta que el *Australopithecus* de Makapan, reconstruido por Dart, se aproxima al chimpancé por la forma de su paladar y de su tracto faringeal. Si acierta, este temprano homínido podría no haber sido capaz de articular los sonidos del habla humana. Se ha llegado a la misma conclusión con respecto a la anatomía y capacidad vocal del hombre de Neanderthal (Lieberman y col., 1972), que de ser cierto, sitúa al origen del lenguaje en los últimos estadios de la especiación del género *Homo*. Otros aspectos teóricos del origen evolutivo del habla humana, han sido discutidos por Jane Hill (1972) y I. G. Mattingly (1972). Lenneberg (1971) ha lanzado la hipótesis de que la capacidad para el razonamiento matemático, se originó como una ligera modificación de la habilidad lingüística.

CULTURA, RITUAL Y RELIGIÓN

Otros primates superiores distintos al hombre poseen los rudimentos de la cultura, incluyendo a los simios japoneses y al chimpancé (capítulo 7), pero sólo en el ser humano ha penetrado la cultura cuidadosamente en virtualmente todos los aspectos de la vida. El detalle etnográfico tiene genéticamente baja prescripción, lo que desemboca en grandes cantidades de diversidad entre sociedades. La baja prescripción no significa que la cultura se haya liberado de los genes. Lo que ha evolucionado es la capacidad para la cultura, en realidad la abrumadora tendencia a desarrollar una u otra cultura. Robin Fox (1971) dio la siguiente forma al argumento. Si los proverbiales experimentos del faraón Psamético y de Jaime IV de Escocia hubieran funcionado, y los niños criados en aislamiento hubieran sobrevivido con buena salud,

> No dudo de que hubieran *podido* hablar y que, teóricamente, con el tiempo, ellos o sus descendientes habrían inventado y desarrollado un lenguaje, a pesar de que nunca hubieran aprendido ninguno. Además, este lenguaje, a pesar de ser totalmente distinto a cualquiera que nosotros conozcamos, sería analizable por los lingüistas en las mismas bases que los demás, y traducible a todos los idiomas conocidos. Pero podríamos ir más lejos. Si nuestros nuevos Adán y Eva pudieran sobrevivir y reproducirse —aunque en total aislamiento de cualquier influencia cultural— eventualmente producirían una sociedad que poseería leyes sobre la propiedad, reglas acerca del incesto y del matrimonio, costumbres de tabú y evasión, métodos de establecer disputas con un derramamiento mínimo de sangre, creencias acerca de lo sobrenatural y prácticas relacionadas con ello, un sistema de status social y métodos para indicarlo, ceremonias de iniciación para los hombres jóvenes, prácticas de cortejo que incluyen los adornos femeninos, sistemas de adornos simbólicos del cuerpo en general, ciertas actividades y asociaciones apartadas para los hombres de las que las mujeres son excluidas, juegos de algún tipo, industrias de elaboración de herramientas y utensilios, mitos y leyendas, baile, adulterio y diversas proporciones de homicidios, suicidios, homosexualidad, esquizofrenia, psicosis y neurosis, así como diversos prácticos que toman ventaja de ellas o las curen, según como sean consideradas.

La cultura, incluyendo a las más esplendorosas manifestaciones del ritual y la religión, puede interpretarse como un sistema jerárquico de mecanismos de seguimiento del ambiente. En el capítulo 7, la totalidad de respuestas biológicas, desde las reacciones bioquímicas a una velocidad de milisegundos, hasta las sustituciones de genes que requieren generaciones, fueron descritas como tal sistema. Por aquel entonces, la cultura se situaba dentro de un esquema al lento final de la escala del tiempo. Ahora este concepto puede extenderse. En la medida en que los detalles específicos de la cultura no son genéticos, pueden desligarse del sistema biológico y situarse por detrás de él como un sistema auxiliar. La expansión del sistema de seguimiento puramente cultural corre en gran medida paralela al segmento más lento del sistema biológico de seguimiento, abarcando desde días hasta generaciones. Entre las respuestas culturales más rápidas de las civilizaciones industriales, se cuentan las modas en cuanto a vestuario y lingüísticas. Algo más lentas son las ideologías políticas y las actitudes sociales hacia otras naciones, mientras que las más lentas de todas incluyen a los tabúes sobre incesto, y la creencia o no en altos dioses determinados. Es útil la hipótesis de que los detalles culturales son, en su mayor parte, adaptativos en un sentido darwiniano, a pesar de que algunos puedan actuar directamente a través de una mejor sobrevivencia de grupo (Washburn y Howell, 1960; Masters, 1970). Una segunda proposición cuya consideración es útil, para establecer una completa analogía biológica, es que la tasa de cambio en un conjunto determinado de comportamientos culturales, refleja la tasa de cambio en factores ambientales a los que se ciñen los comportamientos.

Las formas de cultura que cambian con lentitud, tienden a

...científicos sociales han trazado ...ías humanas y las ostentaciones ...ero esto no es correcto. La mayo... los animales son señales discretas ...nificado limitado. Se pueden conmen... expresiones faciales y sonidos elemen... ...aje humano. Unas pocas ostentaciones ... formas más complejas de advertencia sexual ...do en las aves, están tan impresionantemente ... en ocasiones han sido calificadas de ceremonias ...é los zoólogos. Pero incluso aquí la comparación ... La mayoría de los ritos humanos son algo más que ...r inmediato de señal. Como precisara Durkheim, no ...etiquetan, sino que reafirman y rejuvenecen los valores ...ales de la comunidad.

Los ritos sagrados son los más distintivamente humanos. Sus formas más elementales se relacionan con la magia, intentos activos de manipular la naturaleza y los dioses. El arte paleolítico superior de las cuevas de Europa Occidental, muestra una preocupación por los animales objeto de caza. Hay muchas escenas que muestran flechas y lanzas clavadas en los cuerpos de las presas. Otras representaciones muestran a hombres danzando con disfraces de animales o que permanecen con las cabezas saludando frente a los mismos. Probablemente, la función de las representaciones fuera benévolamente mágica, basada en la noción muy lógica de que lo hecho en la imagen llegaría a pasar en la vida real. La acción anticipada es comparable a los intencionados movimientos de los animales, que en el curso de la evolución han sido a menudo ritualizados en señales comunicativas. La danza contoneada de la abeja, insistimos en ello, es una réplica en miniatura del vuelo desde el nido hasta el alimento. El hombre primitivo podría haber entendido el significado de tan complejo comportamiento animal con facilidad. La magia fue practicada, y aún lo es en algunas sociedades, por gente especial denominada chamanes, hechiceros o curanderos. Sólo ellos eran considerados como los poseedores de secretos conocimientos y del poder para tratar con efectividad a lo sobrenatural, y por eso su influencia excedía a veces a la de los jefes de la tribu.

La religión formal en *sentido estricto*, presenta muchos elementos de magia, pero está enfocada hacia creencias más profundas y más tribalmente orientadas. Sus ritos celebran la creación de mitos, propician a los dioses y vuelven a santificar los códigos de moral tribal. En lugar de un chamán que controla el poder físico, existe un sacerdote que se comunica con los dioses y que invoca sus favores mediante la obediencia, el sacrificio y las propuestas evidencias del buen comportamiento de la tribu. En las sociedades más complejas, la forma de gobierno y la religión siempre se han mezclado de forma natural. El poder pertenecía a los reyes por derecho divino, pero los sumos sacerdotes a menudo dominaban a éstos en virtud del superior rango de los dioses.

Es una hipótesis razonable el que la magia y el totemismo constituyeran adaptaciones directas al ambiente y precedieran a la religión formal en la evolución social. Las tradiciones sagradas se dan de forma casi universal en las sociedades humanas. También los mitos que explican el origen del hombre, o como mínimo, la relación de la tribu con el resto del mundo. Pero la creencia en dioses superiores no es universal. Entre las 81 sociedades cazadoras-recolectoras estudiadas por Whiting (1968), sólo un 28 o un 35 % incluían a los dioses superiores en sus tradiciones sagradas. El concepto de un Dios activo y ético, que creó el mundo, está incluso menos extendido. Además, este concepto surge más comúnmente con una forma pastoral de vida. Cuanto mayor sea la dependencia en el agrupamiento, más probable será la creencia en un dios pastor según el modelo judeo-cristiano (véase la tabla 27-3). En otros tipos de sociedades, la creencia se da en un 10 % o menos de los casos. También, el Dios de las sociedades monoteístas es siempre masculino. Esta fuerte tendencia patriarcal tiene muchas fuentes culturales (Lenski, 1970). Las sociedades pastorales son altamente móviles, estrechamente organizadas y a menudo militantes, que son todos los rasgos que culminan el equilibrio hacia la autoridad masculina. También es significativo que el agrupamiento, la base económica principal, sea primariamente responsabilidad de los hombres. Debido a que los hebreos fueron originalmente un pueblo que se agrupaba, la Biblia describe a Dios como a un pastor, y al pueblo elegido como su rebaño. El islam, uno de los más estrictos de los credos monoteístas, desarrolló su primera fuerza entre el pueblo agrupado de la península Arábiga. La íntima relación del pastor con su rebaño, aparentemente proporciona un microcosmos que estimula las cuestiones más profundas sobre la relación del hombre con las fuerzas que lo controlan.

Tabla 27-3

Creencias religiosas de 66 sociedades agrarias, divididas de acuerdo con el porcentaje de subsistencia derivado de la acumulación. (De Human Societies, *de G. y Jean Lenski. Copyright © 1970 de McGraw-Hill Book Company. Usado con permiso.)*

Porcentaje de subsistencia a partir del agrupamiento	Porcentaje de sociedades creyentes en un Dios creador moral y activo	Número de sociedades
36-45	92	13
26-35	82	28
16-25	40	20
6-15	20	5

La antropología más crecientemente sofisticada no ha dado razones para dudar de la conclusión de Max Weber, en el sentido de que las religiones más elementales buscan lo sobrenatural con los propósitos puramente mundanos de larga vida, tierras y alimentos abundantes, evasión de las catástrofes físicas y la derrota de los enemigos. Una forma de selección de grupo también opera en la competición entre sectas. Aquellas que

ganan adeptos sobreviven; las que no, fracasan. En consecuencia, las religiones, como las otras instituciones humanas, evolucionan así hasta mejorar el bienestar de sus practicantes. Debido a que este beneficio demográfico se aplica a todo el grupo, puede obtenerse en parte mediante el altruismo y la explotación, con ciertos segmentos que se aprovechan a expensas de otros. De forma alternativa, puede surgir como la suma de eficacias individuales aumentadas en general. La distinción resultante en términos sociales, es entre las religiones más opresivas y las más benéficas. Todas las religiones probablemente sean opresivas en cierta medida, especialmente cuando son promovidas por estados y soberanías. La tendencia se intensifica cuando las sociedades compiten, pues la religión puede ser efectivamente aparejada con propósitos de guerra y de explotación económica.

La duradera paradoja de la religión es que buena parte de su sustancia es demostrablemente falsa, a pesar de seguir siendo una fuerza impulsora en todas las sociedades. El hombre, que antes cree que conoce, tiene el vacío como propósito, como dijo Nietzsche, por lo que está vacío de propósitos. A principios de siglo, Durkheim rechazó la noción de que semejante fuerza pudiera ser realmente extraída de un «tejido de ilusiones». Y desde entonces, los científicos sociales han buscado la piedra Rosetta psicológica que pudiera clarificar las verdades más profundas del razonamiento religioso. En un penetrante análisis sobre el tema, Rappaport (1971) propuso que virtualmente todas las formas de ritos sagrados sirven a los propósitos de la comunicación. Además de los valores morales institucionalizados de la comunidad, las ceremonias pueden ofrecer información sobre la fuerza y la prosperidad de las tribus y familias. Entre los Maring de Nueva Guinea no hay jefes ni otros líderes que comanden la obediencia en la guerra. Un grupo ejecuta una danza ritual, y los hombres individuales indican su voluntad de ayudar militarmente uniéndose o no a la danza. La fuerza del consorcio puede determinarse entonces con precisión contando las cabezas. En las sociedades más avanzadas las paradas militares, embellecidas por las galas y rituales de la religión de estado, tienen los mismos propósitos. Las famosas ceremonias rituales de los indios de la costa noroccidental, capacitan a los individuos para advertir su prosperidad según la cantidad de mercancías que puedan regalar. Los rituales también regularizan las relaciones en las que de otra forma habría ambigüedad y una gran imprecisión. Los mejores ejemplos de esta forma de comunicación son los *ritos del tránsito*. Cuando un muchacho madura, su transición de niño a hombre es muy gradual en los sentidos biológico y psicológico. Habrá momentos en que se comportará como un niño cuando se haría más apropiada una respuesta adulta y al revés. La sociedad tiene dificultades para clasificarlo de una u otra forma. El *rito del tránsito* elimina esta ambigüedad cambiando de forma arbitraria la clasificación a partir de un gradiente continuo, en una dicotomía. También sirve para cimentar los lazos de la joven persona con el grupo de adultos que lo aceptan.

Santificar un procedimiento o una declaración es certificarlo hasta más allá de toda cuestión, lo que implica el castigo para cualquiera que intente contradecirlo. Tan apartado está lo sagrado de lo profano, que su simple repetición en una circunstancia no apropiada es una transgresión. Esta forma extrema de certificación que constituye el corazón de todas las religiones, está garantizada por las prácticas y dogmas que sirven a los más vitales intereses del grupo. El individuo es preparado por los rituales sagrados para un supremo esfuerzo y el autosacrificio. Abrumado por las contraseñas, costumbres especiales y las danzas y músicas sacras tan ajustadamente unidas a sus centros emotivos, tiene una «experiencia religiosa». Está presto a reafirmar la lealtad a su tribu y su familia, hacer caridades, consagrar su vida, irse a cazar, unir sus esfuerzos en la batalla y morir por Dios y por la tierra. *Deus vult* fue el grito de concentración en la Primera Cruzada. Dios lo quería, pero la suma de eficacias darwinianas de la tribu fue el beneficiario último y no reconocido.

Fue Henri Bergson el primero en identificar una segunda fuerza conducente a la formalización de la moral y de la religión. La extrema plasticidad del comportamiento social humano es al mismo tiempo, una gran fuerza y un auténtico peligro. Si cada familia elaborara reglas de comportamiento por sí misma, el resultado sería una intolerable cantidad de tradición y un caos creciente. Para contrarrestar el comportamiento egoísta y el «poder disolutivo» de la inteligencia superior, cada sociedad debe codificarse a sí misma. Dentro de unos amplios límites, virtualmente cualquier conjunto de convenciones funciona mejor que ninguno en absoluto. Debido al funcionamiento de códigos arbitrarios, las organizaciones tienden a ser ineficaces y a corromperse por innecesarias iniquidades. Tal y como Rappaport lo expresó de forma sucinta, «la santificación transforma la arbitrariedad en necesariedad, y los mecanismos reguladores que son arbitrarios es probable que sean santificados». El proceso engendra críticas, y en las sociedades más literarias y autoconscientes, los visionarios y revolucionarios emprenden el cambio del sistema. La reforma se encuentra con la represión, pues en la medida que las reglas han sido santificadas y elevadas a la categoría de mitos, la mayoría de gente las considera fuera de toda cuestión, y el desacuerdo se define como blasfemia.

Esto nos conduce a la cuestión esencialmente biológica de la evolución de la adoctrinación (Campbell, 1972). Los seres humanos son absurdamente fáciles de adoctrinar —lo *buscan*—. Si para el argumento suponemos que la adoctrinabilidad evoluciona, ¿a qué nivel tiene lugar la selección natural? Una posibilidad extrema es que el grupo sea la unidad de selección. Cuando la conformidad se hace demasiado débil, el grupo se extingue. En esta versión egoísta, los miembros individualistas ganan vara alta y se multiplican a expensas de los otros. Pero su creciente prevalencia acelera la vulnerabilidad de la sociedad y activa su existencia. Las sociedades que contienen superiores frecuencias de genes conformistas, reemplazan a aquellas que desaparecen, aumentando la frecuencia total de genes en la

metapoblación de las sociedades. La dispersión de los genes se producirá con rapidez superior si la metapoblación (por ejemplo, un complejo tribal) aumenta simultáneamente su distribución. Los modelos formales del proceso, presentados en el capítulo 5, muestran que si la tasa de extinción de la sociedad es lo bastante alta en relación con la intensidad de la selección individual contrarrestante, los genes altruistas pueden aumentar hasta niveles moderadamente elevados. Los genes podrían ser del tipo que favorece la adoctrinabilidad, incluso a expensas de los individuos que se someten. Por ejemplo, la voluntariedad en arriesgarse a morir en batalla puede favorecer la sobrevivencia del grupo, a expensas de los genes que permitieron la fatal disciplina militar. La hipótesis de la selección del grupo basta para tener en cuenta la evolución de la adoctrinabilidad.

La hipótesis contraria a nivel individual es igualmente suficiente. Establece que la capacidad de los individuos para conformarse les permite disfrutar de los beneficios del ser miembros, con un mínimo de gasto de energía y de riesgo. A pesar de que sus egoístas rivales puedan obtener una ventaja momentánea, se pierde en el largo camino hacia el ostracismo y la represión. Los conformistas ejecutan actos altruistas, quizás hasta el punto de arriesgar sus vidas, no debido a genes abnegados seleccionados a nivel de grupo, sino porque el grupo es ocasionalmente capaz de tomar ventaja de la adoctrinabilidad que otras veces es favorable al individuo.

Ambas hipótesis no se excluyen mutuamente. Las selecciones de grupo e individual pueden apoyarse. Si la guerra requiere virtudes espartanas y elimina a algunos de los guerreros, la victoria puede compensar de forma más que adecuada a los supervivientes, en cuanto a tierra, poder y oportunidad de reproducción. El individuo medio ganará el juego de la eficacia inclusiva, haciendo provechosa la aventura, pues los esfuerzos unidos de los participantes proporcionan al miembro medio más que un margen de compensación.

ÉTICA

Científicos y humanistas deberían considerar conjuntamente la posibilidad de que ha llegado el momento de retirar temporalmente la ética de las manos de los filósofos y biologizarla. Hasta el presente, el tema está formado por diversos conceptos extrañamente disjuntos. El primero es el *intuicionismo ético,* que cree que la mente tiene un conocimiento directo de lo auténticamente correcto y falso, que puede formalizarse por lógica y traducirse en reglas de acción social. El precepto-guía más puro del pensamiento occidental secular, ha sido la teoría del contrato social, formulada por Locke, Rousseau y Kant. En nuestros tiempos, el precepto ha sido vuelto a tejer según un sólido sistema filosófico, por John Rawls (1971). Su imperativo es que la justicia no debería integrarse meramente en un sistema de gobierno, sino que debería ser el objeto del contrato original. Los principios denominados por Rawls «justicia como rectitud», son aquellos que eligirían las personas libres y racionales si estuvieran iniciando una asociación, a partir de una posición de igual ventaja, y desearan definir las reglas fundamentales de la asociación. Al juzgar la aptitud de las leyes y comportamiento subsecuentes, sería preciso poner a prueba su conformidad con la incontrovertible posición de partida.

El Talón de Aquiles de la posición intuicionista es que confía en el juicio emotivo del cerebro como si este órgano debiera tratarse de una caja negra. Mientras unos pocos no estarán de acuerdo con que la justicia como rectitud sea un estado ideal para espíritus desencarnados, el concepto no es en modo alguno explicativo o predictivo con respecto a los seres humanos. En consecuencia, no considera las consecuencias ecológicas o genéticas últimas de la rigurosa prosecución de sus conclusiones. Quizás la explicación y la predicción no sean necesarias para el milenio. Pero es improbable que el genotipo humano y el econosistema en que evolucionó estuvieran pasados de moda según una extrema rectitud. En cualquier caso, la completa exploración de la maquinaria nerviosa del juicio ético es deseable y ya está progresando. Este esfuerzo, que constituye el segundo sistema de conceptualización, puede denominarse *conductismo ético.* Su proposición básica, que ha sido extendida de la forma más completa por J. F. Scott (1971), sostiene que el compromiso moral es totalmente aprendido, siendo el condicionamiento operativo el mecanismo dominante. En otras palabras, los niños simplemente internalizan las normas de comportamiento de la sociedad. En oposición a esta teoría se halla la *concepción evolutivo-genética* del comportamiento ético. La versión mejor documentada es la que proporciona Lawrence Kohlberg (1969). El punto de vista de este autor es estructuralista y específicamente piagetiano, no estando de todas formas relacionado todavía con el resto de la biología. Piaget ha utilizado la expresión «epistemología genética» y Kohlberg la de «cognoscitivo-evolutiva» para designar al concepto general. Sin embargo, los resultados llegarán a incorporarse eventualmente a unas amplias biología evolutiva y genética. El método de Kohlberg es el registro y clasificación de las respuestas verbales de los niños a los problemas morales. Ha delineado seis etapas secuenciales del razonamiento ético a través del cual un individuo puede progresar, como parte de su maduración mental. El niño se mueve desde una primaria dependencia de controles externos y sanciones, hasta un conjunto cada vez más sofisticado de reglas internas (véase la tabla 27-4). El análisis aún no se ha dirigido hacia la cuestión de la plasticidad en las reglas básicas. No se ha medido la varianza intracultural, ni se ha estimado la heredabilidad. La diferencia entre el behaviorismo ético y la versión corriente del análisis evolutivo-genético, es que el primero postula un mecanismo (condicionamiento operativo) sin evidencias, y el último presenta pruebas sin postular un mecanismo. No yacen grandes dificultades conceptuales bajo esta disparidad. El estudio del desarrollo moral sólo es una versión más complicada e intratable del problema de la variación genética (véanse los capítulos 2 y 7). Con el aporte de datos, ambas aproximacio-

Tabla 27-4
Clasificación del juicio moral dentro de los niveles y etapas del desarrollo. (Basado en Kohlberg, 1969.)

Nivel	Bases del juicio moral	Etapa de desarrollo
I	El valor moral se define por el castigo y la recompensa	1. Obediencia a las reglas y a la autoridad para evitar el castigo 2. Conformidad para obtener recompensas y cambiar favores
II	El valor moral reside en rellenar los papeles correctos, en el mantenimiento del orden y en unirse a las esperanzas de los demás	3. Orientación del buen chico: conformidad para evitar el desagrado y el rechazo de los demás 4. Orientación del deber: conformidad para evitar la censura de la autoridad, disrupción del orden y culpabilidad resultante
III	El valor moral reside en la conformidad con las reglas, derechos y deberes compartidos	5. Orientación legalista: reconocimiento del valor de los contratos, cierta arbitrariedad en la formación de reglas para mantener el bien común 6. Orientación de la conciencia o de los principios: fidelidad primaria a los principios de elección, que pueden infringir la ley en los casos en que ésta se considera más perjudicial que beneficiosa

nes puede esperarse que se unan para formar un ejercicio reconocible en la genética del comportamiento.

Incluso si el problema se solucionara mañana, faltaría una parte importante. Se trata de la *evolución genética de la ética*. En el primer capítulo de este libro argüía que los filósofos éticos intuían los cánones deontológicos de la moral, consultando los centros emotivos de su propio sistema hipotalámico-límbico. Esto también se cumple para los evolucionistas, incluso cuando están siendo los más severamente objetivos. Sólo mediante la interpretación de los centros emotivos como una adaptación biológica, puede descifrarse el significado de los cánones. Parte de la actividad es probable que esté desfasada, como una reliquia del ajuste a las más primitivas formas de organización tribal. Otra parte podría estar en período de crecimiento, constituyendo nuevas y rápidas adaptaciones cambiantes a las vidas agraria y urbana. La confusión resultante se verá acentuada por otros factores. En la medida que los genes unilateralmente altruistas se han establecido en la población mediante la selección de grupo, hallarán la oposición de los alelomorfismos favorecidos por la selección individual. El conflicto de los impulsos bajo sus varios controles, es probable que se halle ampliamente extendido en la población, pues la teoría actual predice que los genes estarán mantenidos en el mejor de los casos en un polimorfismo equilibrado (capítulo 5). La ambivalencia moral se intensificará más debido a que la circunstancia de un programa de ética dependiente del sexo y la edad puede impartir una eficacia biológica superior a la de un código de una sola moral que se aplique de manera uniforme a todos los grupos sexo-edad. El argumento para esta aseveración es el caso especial de la distribución de Gadgil-Bossert, en que las contribuciones de las interacciones sociales a los programas de supervivencia y fertilidad están especificadas (véase el capítulo 4). Algunas de las diferencias en las etapas de Kohlberg podrían explicarse de esta forma. Por ejemplo, debería constituir una ventaja selectiva para los niños el ser egocéntricos y estar relativamente desinclinados a ejecutar actos altruistas basados en principios personales. De forma similar, los adolescentes deberían estar más intimamente ligados por vínculos a igualdad de edades, dentro de su propio sexo y por tanto ser desusadamente insensibles a la aprobación de semejantes. La razón es que en esta época hay más ventajas en la formación de alianzas y aumento del status que después, cuando la moral sexual y parental llegan a ser las principales determinantes de la eficacia. Los conflictos sexuales genéticamente programados y los paterno-filiales del tipo predicho por los modelos de Trivers (capítulos 15 y 16), también es probable que promuevan diferencias de edad en los tipos y grados de compromiso social. Finalmente, las reglas morales de los individuos durante las primeras fases del crecimiento de la colonia, deberían diferir en muchos detalles de aquellas de los individuos en equilibrio demográfico o durante los momentos de un exceso de población. Las metapoblaciones sujetas a niveles elevados de extinción de *r*, tenderán a apartarse genéticamente de otros tipos de poblaciones, en cuanto a comportamiento ético (capítulo 5).

De haber algo de verdad en esta teoría del pluralismo moral innato, los requerimientos para una aproximación evolutiva a la ética salta a la vista. También debería estar claro que no puede aplicarse un solo conjunto de reglas morales a todas las poblaciones humanas, dejando aparte todas las clases sexo-edad dentro de cada población. La imposición de un código uniforme significa la creación de problemas morales complejos e intratables, los cuales, por supuesto, son la condición usual del género humano.

ESTÉTICA

Los impulsos artísticos no se limitan en modo alguno al ser humano. En 1962, cuando Desmond Morris revisó la cuestión en *The Biology of Art*, 32 primates individuales no humanos habían realizado dibujos y pinturas en cautividad. De ellos, 23 fueron chimpancés, 2 gorilas, 3 orangutanes y 4, monos capuchinos. Ninguno de ellos había recibido un entrenamiento

especial, ni nada más que no fuera el equipo necesario. De hecho, los intentos de guiar los esfuerzos de los animales induciendo la imitación, fueron siempre infructuosos. La tendencia a usar los equipos de dibujo y pintura era poderosa, sin necesidad de apoyo por parte de los observadores humanos. Tanto los animales jóvenes como los de edad llegaban a absorberse tanto en la actividad, que la preferían a la de ser alimentados, y a veces exhibían intensos berrinches cuando eran detenidos. Dos de los chimpancés estudiados con más intensidad, fueron muy productivos. «Alfa» realizó unos 200 cuadros, mientras que el famoso «Congo», al que se llegó a calificar de Picasso de los grandes simios, fue el responsable de casi 400. A pesar de que la mayoría de esfuerzos consistieron en garabatos, los modelos se alejaban mucho de ser aleatorios. Líneas y pinceladas se esparcían por una página en blanco alrededor de una figura centralmente localizada. Cuando se iniciaba un dibujo a un lado de la página en blanco, el chimpancé por lo común se iba hacia el lado opuesto para compensarlo. Con el tiempo, la caligrafía se hizo más intrépida, empezando por simples líneas y progresando hacia trazos múltiples más complicados. Los modelos de «Congo» progresaron aproximadamente por los mismos caminos de desarrollo que los de los niños muy pequeños, proporcionando diagramas en forma de abanico e incluso círculos completos. Otros chimpancés dibujaron cruces.

La actividad artística de los chimpancés podría muy bien ser una manifestación especial de su comportamiento de uso de utensilios. Los miembros de la especie muestran un total que oscila alrededor de las diez técnicas, todas las cuales requieren una habilidad manual. Probablemente todas estén mejoradas gracias a la práctica, mientras que al menos en unas pocas de ellas, se pasan por tradición de una a otra generación. Los chimpancés presentan una considerable facilidad para inventar nuevas técnicas, como el uso de palos para empujar objetos a través de los barrotes de la jaula y registrar cajas abiertas. Así pues, la tendencia a manipular objetos y a explorar sus usos, parece constituir una ventaja adaptativa para los chimpancés.

Puede aplicarse el mismo razonamiento en cuanto al origen del arte en el hombre. Tal y como apuntara Washburn (1970), los seres humanos han sido cazadores-recolectores durante el 99 % de su historia, tiempo durante el cual cada hombre fabricaba sus propias herramientas. La estimación de la forma y el cuidado en la ejecución eran necesarios para la sobrevivencia, y probablemente también comportarán la aprobación social. Ambas formas de éxito redimían la deuda en una superior eficacia biológica. Si el chimpancé «Congo» pudiera alcanzar la etapa de los diagramas elementales, no es muy difícil de imaginar al hombre primitivo avanzando hacia la representación de figuras. Una vez alcanzada aquella etapa, la transición hacia el uso del arte en una magia y un ritual benévolos debería darse con rapidez. El arte entonces debería haber jugado un papel en que reforzara mutuamente el desarrollo de la cultura y la capacidad mental. Al final, surgió la escritura como una representación idiográfica del lenguaje.

La música de algún tipo también es producida por ciertos animales. Los seres humanos consideran bellos los elaborados cantos territoriales y de cortejo de las aves, y posiblemente por el mismo motivo sean útiles para éstas. Con claridad y precisión identifican a la especie, la condición psicológica y el conjunto mental del cantor. La riqueza de información y la precisa transmisión del estado de ánimo, son nada menos que las reglas de la excelencia en la música humana. El canto y la danza sirven para reunir a los grupos, dirigir las emociones del pueblo y prepararlos para una acción conjunta. Las ostentaciones de carnaval de los chimpancés, descritas en capítulos anteriores, son notablemente similares a las celebraciones humanas al respecto. Los simios corren, brincan, golpean los troncos de los árboles con movimientos de tamborileo y emiten intensas llamadas. Estos actos sirven, al menos en parte para reunir a los grupos en los territorios comunes de alimentación. Podrían parecerse a las ceremonias del hombre primitivo. No obstante, aparecieron notables diferencias en la evolución posterior del hombre. La música humana se ha liberado de la representación icónica, de la misma forma que el auténtico lenguaje se ha separado de la elemental ritualización que caracteriza a la comunicación de los animales. La música tiene la capacidad de una simbolización ilimitada y arbitraria, y emplea reglas de fraseo y orden que sirven para lo mismo que la sintaxis.

TERRITORIALIDAD Y TRIBALISMO

Los antropólogos eliminan a menudo el comportamiento territorialista como un atributo humano en general. Esto se produce cuando el concepto más escrupuloso del fenómeno se toma de la zoología, o «modelo del gasteròsteo», en el que los residentes se encuentran a lo largo de fronteras fijas para amenazarse y rechazarse entre sí. Pero en el capítulo 12, mostré porqué esto es necesario para definir el territorio de una forma más amplia, como cualquier área ocupada de forma más o menos exclusiva por un animal o grupo de ellos, para una defensa abierta o una advertencia. Las técnicas de repulsión pueden ser tan explícitas como un precipitado ataque total, o tan sutiles como la deposición de una secreción química en un poste de señales olorosas. Lo que es igualmente importante, los animales responden a sus vecinos de una forma altamente variable. Cada especie se caracteriza por su propia escala particular de comportamiento. En casos extremos, la escala puede ir desde una abierta hostilidad, como en el transcurso de la época de celo o en el caso de una elevada densidad de población, hacia formas oblicuas de advertencia o de un comportamiento no territorial en absoluto. Lo que se busca es la caracterización de la escala de comportamiento de la especie, así como la identificación de los parámetros que mueven a los animales individuales de un lado a otro de ella.

De aceptarse estas calificaciones, es razonable concluir que la territorialidad es un rasgo general de las sociedades cazado-

ras-recolectoras. En una perceptiva revisión de la evidencia, Edwin Wilmsen (1973) halló que estas sociedades relativamente primitivas no difieren de forma básica en cuanto a estrategia, de la tenencia de la tierra de muchas especies de mamíferos. La agresión sistemática abierta ha sido reportada en una minoría de pueblos cazadores-recolectores, por ejemplo los Chippewa, Sioux y Washo de América del Norte, y los Murngin y Tiwi de Australia. El espaciado y el equilibrio demográfico fueron conseguidos mediante incursiones de asalto, asesinatos y amenazas de brujería. Los Washo de Nevada defendían activamente las porciones nucleares de sus áreas de actividad, dentro de las cuales mantenían sus residencias de invierno. Formas de interacción más sutiles y menos directas pueden tener el mismo resultado. Los !Kung Bosquimanos del área de Nyae Nyae se refieren a sí mismos como «perfectos» o «limpios», mientras que otros pueblos !Kung lo hacen como «extraños» asesinos que usan venenos mortales.

El comportamiento territorial humano se particulariza a veces de formas obviamente funcionales. Sólo en 1930, los Bosquimanos del área de Dobe, al sudoeste de África, reconocían el principio de mantenimiento exclusivamente familiar de la tierra durante la estación húmeda. Los derechos sólo se extendían a la recolección de alimentos vegetales; a otras bandas se les permitía la caza de animales a través del área (R. B. Lee en Wilmsen, 1973). Otros pueblos cazadores-recolectores parecen haber seguido el mismo principio dual: utilización más o menos exclusiva por parte de las tribus o familias de los recursos más ricos de alimentos vegetales, en oposición a las zonas de caza que se solapan ampliamente. Por tanto, la sugerencia original de Bartholomew y Birdsell (1953) en el sentido de que *Australopithecus* y los primitivos *Homo* eran territoriales, continúa siendo una hipótesis viable. Además, obedeciendo a la regla de eficiencia ecológica, las áreas de actividad y los territorios serían probablemente grandes, y de forma correspondiente, las densidades de población serían bajas. Insistiremos aquí en que esta regla establece que, cuando una dieta está compuesta de alimentos animales, se necesitan diez veces la misma extensión de terreno para conseguir el mismo rendimiento energético que cuando la dieta se compone de alimentos vegetales. Las actuales bandas cazadoras-recolectoras que contienen alrededor de 25 individuos, ocupan por lo común entre 1000 y 3000 km². Esta área es comparable al área de actividad de las jaurías de lobos, pero algo así como cien veces superior a la de una tropa de gorilas, que son exclusivamente vegetarianos.

Hans Kummer (1971), razonando a partir de un supuesto territorialista, proporcionó una importante consideración adicional sobre el comportamiento humano. El espaciado entre grupos es elemental en la naturaleza, y puede conseguirse mediante un número relativamente reducido de técnicas agresivas simples. El espaciado y la dominación dentro de los grupos son mucho más complejos, estando ligados a todo lo que queda de repertorio social. Parte del problema del hombre es que sus respuestas entre grupos todavía son brutas y primitivas, así como inadecuadas con vistas a las extensas relaciones extraterritoriales que la civilización les ha impuesto. El infortunado resultado es lo que Garret Hardin (1972) ha definido como tribalismo en sentido moderno:

> Cualquier grupo de personas que se note a sí mismo como un grupo distinto, y que sea percibido por el mundo exterior de la misma forma, puede calificarse de tribu. El grupo podría ser una raza, ordinariamente definida, pero no necesita serlo; también podría tratarse de una secta religiosa, un grupo político o uno profesional. La esencial característica de una tribu es que debería seguir una regla doble de moral, un tipo para el comportamiento en las relaciones dentro del grupo, y otro para las que se produjeran fuera de él.
>
> De tratarse de una de las características del tribalismo infortunadas y de las que no se puede escapar, evoca eventualmente un contratribalismo (o, usando una figura verbal distinta, «polariza» la sociedad).

El temor hacia los grupos hostiles que la rodean, hace que la «tribu» rehúse los acuerdos con vistas al bien común. Su propio crecimiento de la población está menos propenso a una restricción voluntaria. Al igual que los Sinhalese y Tamils de Ceilán, los competidores pueden incluso realizar una carrera para establecer entre sí una exogamia. Los recursos son secuestrados. La justicia y la libertad declinan. Los aumentos en cuanto a amenazas reales e imaginarias congelan el sentido de la identidad del grupo, y movilizan a los miembros tribales. La xenofobia se convierte en una virtud política. El tratamiento de los inconformistas del grupo se hace más áspero. La Historia está repleta de las gradaciones de este proceso, hasta el punto de que la sociedad se rompe y va hasta la guerra. Ninguna nación ha sido del todo inmune.

EVOLUCIÓN SOCIAL PRIMITIVA

Puede decirse que el hombre moderno ha sido catapultado por una aceleración en dos etapas en lo relativo a evolución mental. La primera de ellas se produjo durante la transición de gran primate arborícola a los primeros hombre-simio *(Australopithecus)*. Si el homínido primitivo *Ramapithecus* se hallara en línea directa con el antecesor, como sostiene la opinión actual, el cambio habría precisado como diez millones de años. *Australopithecus* se presentó hace cinco millones de años, y hacia los tres millones de años antes de Jesucristo se habría especiado según diversas formas, incluyendo posiblemente al primitivo *Homo* (Tobias, 1973). Como puede verse en la figura 27-1, la evolución de estos homínidos intermedios fue marcada por un acelerado incremento de la capacidad cerebral. De forma simultánea, la postura erecta y la zancada, así como la locomoción bípeda, fueron perfectas, y las manos se moldcaron para adquirir una presa de precisión. Estos hombres primitivos sin lugar a dudas usaron utensilios con una extensión muy superior a la de los modernos chimpancés. Los instrumentos de piedra bruta se fabricaron por descantonamiento, y las rocas

se reunieron hasta formar lo que parecen ser los fundamentos de los refugios.

La segunda fase de aceleración mucho más rápida comenzó alrededor de 100 000 años atrás. Consistió primariamente en evolución cultural y debió haber sido en su mayor parte de naturaleza fenotípica, formándose sobre el potencial genético del cerebro que se había acumulado a través de los millones de años previos. El cerebro había alcanzado un umbral, y tuvo lugar una forma de evolución mental totalmente nueva y enormemente más rápida. Esta segunda fase no planeó en ningún sentido, y su potencial sólo se ha revelado en la actualidad.

El estudio de los orígenes del hombre puede referirse a dos cuestiones que corresponden a los estados duales de la evolución mental:

——— ¿Qué rasgos del ambiente causaron que los homínidos se adaptaran de forma distinta a la de otros primates, y los iniciara en su camino evolutivo único?

——— ¿Una vez iniciado, por qué llegaron tan lejos los homínidos?

La búsqueda de las fuerzas motrices de la evolución del hombre primitivo se ha extendido durante más de 25 años. Los participantes en la investigación incluyen a Dart (1949, 1956), Bartolomew y Birdsell (1953), Etkin (1954), Washburn y Avis (1958), Washburn y col., (1961), Rabb y col. (1967), Reynolds (1968), Schaller y Lowther (1969), C. J. Jolly (1970) y Kortlandt (1972). Estos autores se han concentrado en dos factores indisputablemente importantes concernientes a la biología de *Australopithecus* y del primitivo *Homo*. En primer lugar, hay fuertes evidencias de que *Australopithecus africanus*, la especie que con más probabilidades haya podido constituir un ancestro directo del *Homo*, vivía en la sabana abierta. La forma gastada de los granos de arena tomados de los fósiles de Sterkfontein sugieren un clima seco, mientras que los cerdos, antílopes y otros mamíferos hallados en asociación con los homínidos son del tipo usualmente especializado en la existencia en los herbazales. La forma de vida de los australopitecinos fue el resultado de una variación fundamental en el hábitat. Los ancestrales *Ramapithecus*, e incluso formas anteriores, vivían en bosques y se adaptaron por progresión a través de los árboles, mediante balanceo por los brazos. Sólo unos pocos de los demás primates de cuerpo grande han sido capaces de igualar al hombre dejando los bosques, para pasar la mayor parte de sus vidas sobre el suelo de hábitats abiertos (figura 27-4). Esto no quiere decir que las bandas de *Australopithecus africanus* se pasaran todas sus vidas corriendo por terreno abierto. Algunas de ellas pudieran haber transportado su caza a cuevas, e incluso haber vivido allí de forma permanente, a pesar de que las pruebas que apuntan a este rastro a menudo alegado, estén lejos de ser conclusivas (Kurtén, 1972). Otras bandas podrían haberse retirado por la noche hacia la protección de las copas de los árboles, al estilo de los babuinos actuales. Lo importante es que buena parte, sino toda la búsqueda de alimento, se producía en la sabana.

El segundo rasgo peculiar de la ecología del hombre primitivo, fue el grado de su dependencia de los alimentos animales, evidentemente muy superior que en cualquiera de los simios vivientes. Los *Australopithecus* fueron universales en la elección de pequeños animales. Sus lugares contienen los restos de tortugas, lagartos, serpientes, ratones, conejos, puercoespines y otras presas pequeñas y vulnerables que debían de haber abundado en la sabana. Los hombres-simio también cazaban babuinos con garrotes. De los análisis de 58 restos de babuinos, Dart estimó que todos habían sido abatidos mediante golpes en la cabeza, 50 de frente y los restantes por detrás. *Australopithecus* también parece haber abatido a animales mayores, incluyendo a sivaterios gigantes o jirafas con cuernos, y a dinoterios, formas parecidas a los elefantes con colmillos curvados hacia abajo a partir de las mandíbulas inferiores. A principios del Aqueulense, cuando el *Homo erectus* empezó a usar hachas de piedra, algunas especies de los grandes mamíferos africanos llegaron a extinguirse. Es razonable suponer que este empobrecimiento se debió a una excesiva depredación por parte de bandas de hombres cada vez más competentes (Martin, 1966).

¿Qué puede deducirse de estos hechos sobre la vida del hombre primitivo? Antes de intentar dar una respuesta, debería apuntarse que es muy poco lo que puede deducirse directamente a partir de comparaciones con otros primates vivientes. Los geladas y babuinos, las únicas formas que viven en campo abierto, son primariamente vegetarianos. Representan una muestra de seis especies como máximo, que difieren demasiado entre sí en cuanto a organización social como para proporcionar una línea de base para la comparación. Los chimpancés, los más inteligentes y socialmente sofisticados de los primates no humanos, viven en los bosques y son en gran medida vegetarianos. Sólo durante aventuras ocasionales de depredación, muestran un comportamiento que pueda relacionarse directamente con la ecología, de una forma que tenga sentido para la evolución humana. Otras notables características de la organización social del chimpancé, incluyendo la composición rápidamente cambiante de los subgrupos, el intercambio de hembras entre los grupos y el intrincado y largo proceso de socialización (véase el capítulo 26), pudieran o no haber sido compartidas por el hombre primitivo. No podemos argüir de otra forma en base a la correlación ecológica. Se mantiene muy a menudo en la literatura popular, que la vida de los chimpancés revela muchas cosas acerca del origen del hombre. Esto no es necesariamente cierto. Los rasgos humanos de los chimpancés podrían deberse a una convergencia evolutiva, en cuyo caso su uso en reconstrucciones evolutivas originaría confusiones.

El mejor procedimiento a seguir, y creo que es en el que confían implícitamente la mayoría de estudiosos del tema, es la extrapolación retrógrada a partir de sociedades cazadoras-recolectoras vivientes. En la tabla 27-5 esta técnica es explicada. Utilizando la síntesis editada por Lee y DeVore (1968; véase especialmente a J. W. M. Whiting, pp. 336-339), he confeccionado una lista de los rasgos más generales de los pueblos cazadores-recolectores. Luego he evaluado la labilidad

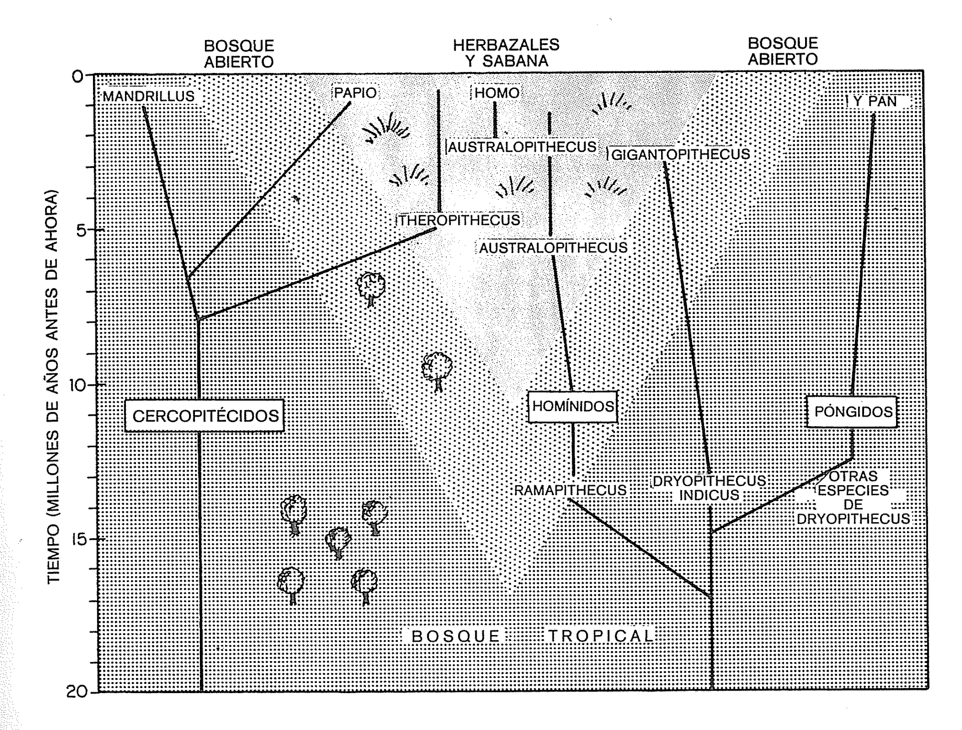


Figura 27-4
Esta filogenia simplificada de los primates superiores del Viejo Mundo, muestra que sólo tres grupos existentes se han desplazado del bosque a la sabana. Son los babuinos (Papio), *los geladas* (Theropithecus gelada) *y el hombre. (Basado en Napier y Napier, 1967, así como en Simons y Ettel, 1970.)*

de cada categoría de comportamiento apuntando la variación en la categoría que se produce entre especie de primates no humanos. Cuanto menos lábil sea la categoría, más probable será que el rasgo mostrado por los cazadores-recolectores vivientes fuera también mostrado por el hombre primitivo.

Lo que podemos concluir con algún grado de confianza, es que los hombres primitivos vivían en pequeños grupos territoriales, dentro de los cuales los machos dominaban a las hembras. La intensidad del comportamiento agresivo y la naturaleza de su escalamiento, siguen sin conocerse. El cuidado materno era prolongado, y las relaciones eran, al menos en cierta medida, matrilineales. La especulación sobre los restantes aspectos de la vida social no se ve apoyada de ninguna forma por la labilidad de los datos, siendo de todas maneras más tenue. Es probable que los primitivos homínidos buscaran la comida en grupos. A juzgar por el comportamiento de babuinos y geladas, un comportamiento semejante podría haber conferido alguna protección contra los grandes depredadores. Hacia la época en que *Australopithecus* y el primitivo *Homo* habían empezado a nutrirse de grandes mamíferos, la caza en grupo habría llegado a ser casi con toda certeza ventajosa e incluso necesaria, como en el perro salvaje africano. Pero no hay ninguna razón que impulse a creer que los hombres cazaran mientras las mujeres permanecían en casa. Esto sucede hoy en día en las sociedades de cazadores-recolectores, pero las comparaciones con otros primates no ofrecen indicaciones de *cuándo* apareció el rasgo. Ciertamente no es esencial concluir a priori que los machos deban ser una clase cazadora especializada. En los chimpancés cazan los machos, lo que podría ser sugerente. Pero repetiremos que en los leones, son las hembras las proveedoras, actuando a menudo en grupos y con los cachorros siguiéndoles los talones, mientras que los machos usualmente se mantienen en la retaguardia. En el perro salvaje africano, participan ambos sexos. Esto no quiere sugerir que la caza en grupo de los machos fuera un primitivo rasgo de los homínidos, sino que no hay evidencias consistentes independientes que apoyen la hipótesis.

Esto nos lleva a la teoría preponderante del origen de la sociabilidad humana. Consiste en una serie de modelos entrelazados que se han adaptado a partir de fragmentos de eviden-

Tabla 27-5

Rasgos sociales de los actuales grupos cazadores-recolectores, y posibilidad de que también los poseyeran los hombres primitivos.

Rasgos generales en las sociedades cazadoras-recolectoras vivientes	Variabilidad de la categoría del rasgo entre los primates no humanos	Fiabilidad de concluir que el hombre primitivo presentaba el mismo rasgo por homología
Tamaño del grupo local:		
Mayormente 100 o menos	Altamente variable pero dentro de un rango de 3-100	Muy probablemente de 100 o menos, pero no es de fiar
Familia como unidad nuclear	Altamente variable	No fiable
División sexual del trabajo:		
Las mujeres recogen, los hombres cazan	Limitada al hombre entre los primates vivientes	No fiable
Los machos dominan a las hembras	Ampliamente extendidos, pero no universales	Fiables
Vínculos sexuales a largo plazo (matrimonio)	Altamente variable	No fiable
Exogamia universal, estimulada por las reglas del matrimonio	Limitada al hombre entre los primates vivientes	No fiable
La composición del subgrupo cambia a menudo (principio de fisión-fusión)	Altamente variable	No fiable
Territorialidad general, especialmente marcada en las ricas áreas de recolección	Se produce ampliamente, pero de forma variable	Probablemente se produjo; forma desconocida
Juegos, especialmente aquellos que entrañan vigor físico pero no estrategia	Se da en general, al menos de forma elemental	Muy fiable
Cuidado materno prolongado; pronunciada socialización de los jóvenes; extensas relaciones materno-filiales, especialmente entre madres e hijas	Se da en general en los cercopitecoides superiores	Muy fiable

cias fósiles, extrapolación retrógrada a partir de sociedades cazadoras-recolectoras y comparaciones con otras especies vivientes de primates. El corazón de la teoría podría denominarse apropiadamente *modelo de autocatálisis*. Sostiene que cuando los primitivos homínidos se hicieron bípedos como parte de su adaptación terrestre, sus manos se liberaron, la elaboración y manejo de artefactos se hicieron más fáciles, y la inteligencia aumentó como parte de la mejora en los hábitos de utilización de utensilios. Con la capacidad mental y la tendencia a usar artefactos aumentando a través de mutuos apoyos, se expandió toda la cultura basada en los materiales. La cooperación durante la caza fue perfecta, confiriendo un nuevo ímpetu a la evolución de la inteligencia, que a su vez permitió aún más sofisticación en el uso de utensilios, y así sucesivamente a través de ciclos de causación. En algún punto, posiblemente durante las postrimerías del período de los *Australopithecus*, o en la transición de *Australopithecus* a *Homo*, esta autocatálisis llevó a las poblaciones en evolución hasta un cierto umbral de competencia, en el que los homínidos fueron capaces de explotar a los antílopes, elefantes y otros grandes mamíferos herbívoros, abundando alrededor de ellos por las llanuras de África. Es muy posible que el proceso se iniciara cuando los homínidos aprendieron a mantener alejados de sus presas muertas a los grandes felinos, hienas y otros carnívoros (véase la figura 27-5). Con el tiempo, llegaron a ser los cazadores principales y se vieron forzados a proteger sus presas de los otros depredadores y carroñeros. El modelo de la autocatálisis usualmente incluye la proposición de que el cambio hacia la caza mayor acelerara el proceso de evolución mental. El cambio podría incluso haber sido el ímpetu que condujo al origen del primitivo *Homo*, a partir de sus antepasados australopitecinos, hace aproximadamente dos millones de años. Otra proposición es que los machos llegaron a especializarse en la caza. El cuidado de los niños se veía facilitado por estrechos vínculos sociales entre los machos, que abandonaban sus domicilios para cazar, y las hembras, que guardaban a los niños y realizaban la mayor parte de las búsquedas de alimentos vegetales. Muchos de los peculiares detalles del comportamiento sexual humano y de la vida doméstica manan con facilidad de esta básica división del trabajo. Pero estos detalles no son esenciales para el modelo de autocatálisis. Se añaden porque los muestran las modernas sociedades cazadoras-recolectoras.

A pesar de ser internamente sólido, el modelo de autocatálisis presenta una curiosa omisión, que es el mecanismo de disparo. Una vez iniciado el proceso, es fácil ver cómo pudo mantenerse a sí mismo. Pero, ¿qué es lo que lo inició? ¿Por qué los primitivos homínidos se hicieron bípedos en lugar de trasladarse a cuatro patas, como los babuinos y geladas? Clifford Jolly (1970) ha propuesto que el ímpetu primero fue la especialización en las semillas de hierbas. Debido a que estos primitivos pre-hombres, quizás tan alejados de nosotros como *Ramapithecus*, eran los primates mayores que dependían del grano, era beneficiosa la habilidad para manipular objetos de un tamaño muy reducido en relación con las manos. El hombre, en resumen, se hizo bípedo para recoger semillas. Esta hipótesis no es en modo alguno una fantasía carente de fundamento. Jolly apunta diversos rasgos convergentes en cráneo y estructura dental, entre el hombre y el gelada, que se nutre con semillas, insectos y otros objetos pequeños. Además, el gelada es peculiar entre los monos y simios del Viejo Mundo al compartir con el hombre los siguientes rasgos anatómicos epigámicos: crecimiento de vellosidades alrededor del rostro y cuello en el macho y notables adornos carnosos en el pecho de la hembra. De acuerdo con el modelo de Jolly, la liberación de las manos en los homínidos primitivos fue una preadaptación que permitió un aumento del uso de utensilios, y las concomitancias autocatalíticas de la evolución mental y comportamiento de depredación.

EVOLUCIÓN SOCIAL POSTERIOR

Las reacciones autocatalíticas en los seres vivos nunca se expanden hasta el infinito. Los parámetros biológicos cambian normalmente de forma dependiente de la tasa, para retardar el crecimiento y eventualmente, detenerlo. Pero casi milagrosamente, eso aún no ha sucedido en la evolución humana. El aumento en tamaño del cerebro y el refinamiento de los artefactos de piedra, indican una mejora gradual de la capacidad mental durante el Pleistoceno. Con la aparición de la cultura Musteriense de utensilios de *Homo sapiens neanderthaliensis* hace unos 75 000 años, la tendencia ganó ímpetu, dando vía en Europa a la cultura del Paleolítico Superior de *Homo s. sapiens*, alrededor de 40 000 años atrás. Hace unos 10 000 años se inventó la agricultura y se extendió, las poblaciones crecieron enormemente en densidad, y las primitivas bandas cazadoras-recolectoras dieron origen localmente al crecimiento inexorable de tribus, soberanías y estados. Finalmente, después del año 1400 de nuestra Era, la civilización en Europa volvió a cambiar, y el saber y la tecnología crecieron no ya de una forma exponencial, sino superexponencial (véanse las figuras 27-6 y 27-7).

No hay razones para creer que durante este sprint final haya habido una detención en la evolución de la capacidad mental, o de la predilección hacia comportamientos sociales determinados. La teoría de la genética de poblaciones y los experimentos con otros organismos, muestran que pueden producirse cambios sustanciales en el transcurso de menos de 100 generaciones, lo que en el caso del hombre se remonta sólo a los tiempos del Imperio Romano. Dos mil generaciones, que es el período desde que el típico *Homo sapiens* invadiera Europa, es bastante tiempo como para crear nuevas especies y amoldarlas a formas principales. A pesar de que no sabemos cuánta evolución mental se ha producido realmente, sería falso suponer que las civilizaciones modernas se hayan construido por completo sobre el capital acumulado durante el largo trayecto del Pleistoceno.

Ya que los sistemas de seguimiento culturales y genéticos actúan sobre pistas paralelas, podemos pasar por alto su distinción por el momento, y volver a la cuestión de las fuerzas motrices de la evolución social humana posterior, en su sentido más amplio. El comer semillas es una explicación plausible a tener en cuenta para el movimiento de los homínidos sobre las sabanas, y el cambio hacia la caza mayor podría haber contribuido a su avance hacia el grado de *Homo erectus*. ¿Pero fue la adaptación a la depredación en grupo suficiente para llevar la evolución directamente al grado de *Homo sapiens* y más allá, hacia la agricultura y la civilización? Antropólogos y biólogos no consideran que el ímpetu fuera suficiente. Han abogado por la siguiente serie de factores adicionales, que pueden actuar individualmente o en combinación.

Selección sexual

Fox (1972), siguiendo una sugerencia de Chance (1962), ha argüido que la selección sexual fue el motor auxiliar que llevó a la evolución humana directamente hacia el grado *Homo*. Este razonamiento sigue el siguiente proceso. La poliginia es un rasgo general en las bandas cazadoras-recolectoras, y haber constituido también una regla en las sociedades de los homínidos primitivos. De ser así, habría existido una ventaja en la selección sexual que implicaría tanto las ostentaciones epigámicas hacia las hembras, como la competencia intrasexual entre los machos. La selección se vería mejorada por una constante provocación al apareamiento, que surge de la casi continua receptividad sexual de las hembras. Debido a la existencia de un elevado nivel de cooperación dentro de la banda, un legado de la adaptación original de *Australopithecus*, la selección sexual tendería a ligarse con las hazañas cinegéticas, el liderazgo, destreza en la fabricación de utensilios y otros atributos visibles que contribuyen al éxito de la familia y de la banda masculina. La agresividad se reprimió y las antiguas formas de abierta dominación de los primates reemplazadas por complejas habilidades sociales. Los machos jóvenes hallaron provechoso ajustarse al grupo, controlando su sexualidad y agresión, y esperando a que llegara su turno en el liderazgo. Como resultado, el macho dominante en las sociedades de homínidos era más probable que poseyera un mosaico de cualidades que reflejan las necesidades del compromiso: «controlado, astuto, cooperativo, atractivo para las señoras, bueno con los niños,

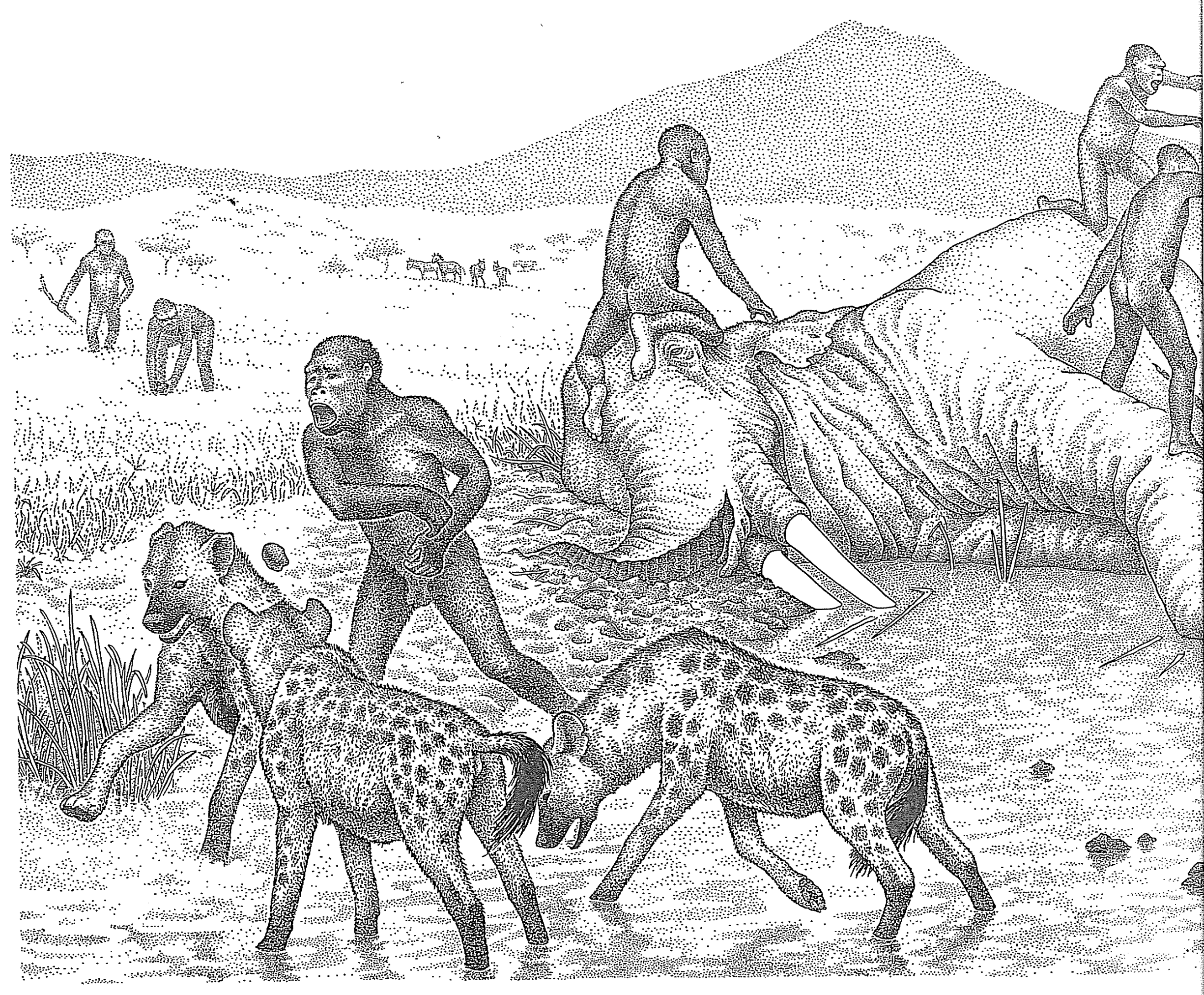
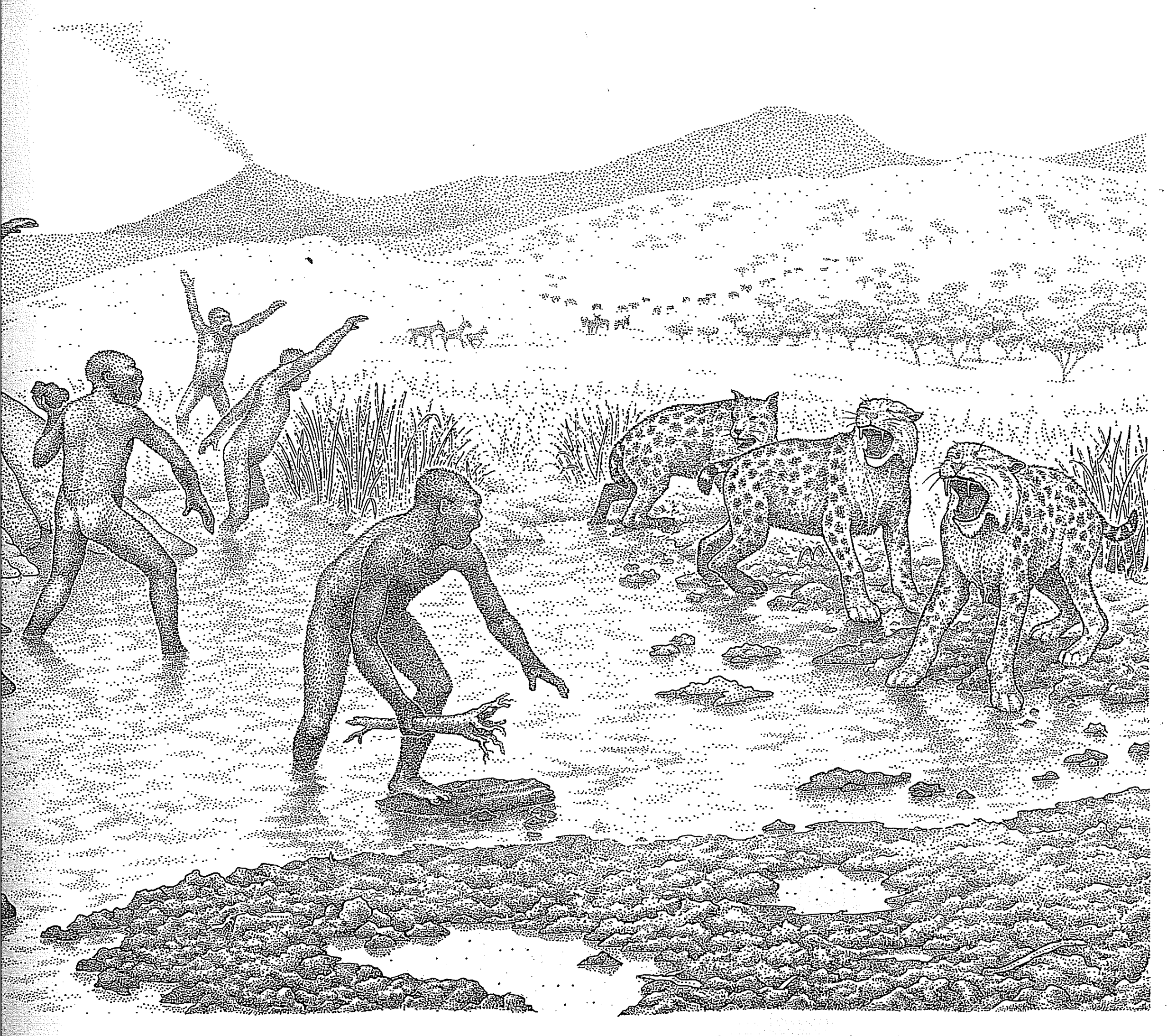


Figura 27-5

En el umbral de la evolución social autocatalítica hace dos millones de años, una banda de hombres primitivos (Homo habilis) *busca alimento en la sabana africana. En esta reconstrucción especulativa, el grupo está intentando alejar a los depredadores de un dinoterio recién abatido. La gran criatura parecida a un elefante ha sucumbido por agotamiento o enfermedad, habiéndose acelerado su final quizás debido a ataques de animales próximos. Los hombres acaban de entrar en escena. Algunos mantienen alejados a los depredadores gritando, balanceando los brazos, blandiendo palos y arrojando piedras, mientras que unos pocos, que se aproximan por la izquierda, se preparan para unirse a la refriega. A la derecha, una hembra de felino maquerodo* (Homotherium) *y sus dos cachorros ya crecidos, han sido intimidados, al menos temporalmente, y están retrocediendo. Su apariencia amenazante revela la extraordinaria fuerza de sus mandíbulas. En primer plano a la izquierda, una jauría de hienas manchadas* (Crocuta) *también se retira, pero está presta*



a regresar en el momento en que haya un claro. Los hombres son muy bajos, de menos de 1,5 metros, e individualmente no constituyen un peligro para los grandes carnívoros. De acuerdo con la teoría que prevalece, se requería un elevado grado de cooperación para explotar tales presas; y ésta aumentó en conjunción con una inteligencia superior y una mayor capacidad de uso de los utensilios. Al fondo puede verse el ambiente de la región de Olduvai, en Tanzania, como debía haberse mostrado en esta época. El área estaba cubierta de parques ondulados y limitaba al este con tierras altas volcánicas. Las poblaciones herbívoras eran densas y variadas, como lo son en la actualidad. Al fondo y a la izquierda se ven caballos de tres dedos (Hipparion), *mientras que a la derecha hay manadas de gnús y de criaturas gigantes con cuernos parecidas a las jirafas, denominadas sivaterios. (Dibujo de Sarah Landry; preparado en comunicación con F. Clark Howell. La reconstrucción del* Homotherium *se basó en parte en una escultura Auriñaciense; véase a Rosseau, 1971.)*

Tipo de sociedad	Algunas instituciones por orden de aparición	Ejemplos etnológicos	Ejemplos arqueológicos
ESTADO	Estratificación; Reino; Ley codificada; Burocracia; Proy. militares; Tributación	FRANCIA INGLATERRA INDIA U.S.A.	Mesoamérica Clásica Sumeria China Shang Imperio Romano
SOBERANÍA	Grupos descendientes con rango; Economía redistributiva; Liderazgo hereditario; Endogamia de élite; Espción. oficios jor. normal	TONGA HAWAII KWAKIUTL NOOTKA NATCHEZ	Costa Olmeca del golfo de México (1000 A. de J. C.) Samarranos del Oriente Próximo (5300 A. de J. C.) Habitantes del Missisipi en Norteamérica (1200 de Nuestra Era)
TRIBU	Grupos descendientes sin rango; Hermandades pantribales; Ritual calándrico	HABITANTES DE LAS TIERRAS ALTAS DE NUEVA GUINEA PUEBLOS DEL SUDOESTE SIOUX	Formación primitiva de las tierras interiores de México (1500-1000 A. de J. C.) Prealfarería neolítica del Próximo Oriente (8000-6000 A. de J. C.)
BANDA	Autonomía de grupos locales; Status igualitario; Liderazgo efímero; Ritual ad hoc; Economía recíproca	BOSQUIMANOS DE KALAHARI ABORÍGENES AUSTRALIANOS ESQUIMALES SHOSHONE	Paleoindio y Arcaico primitivo de EE. UU. y México (10 000-6000 A. de J. C.) Paleolítico posterior del Próximo Oriente (10 000 A. de J. C.)

Figura 27-6
Los cuatro tipos principales de sociedades en orden ascendente de complejidad socio-política, con ejemplos actuales y extintos de cada una. Algunas de las instituciones socio-políticas se muestran en el orden aproximado en que se interpreta su aparición. (De Flannery, 1972. Reproducido con permiso de «The Cultural Evolution of Civilization», Annual Review of Ecology and Systematics, *vol. 3, p. 401. Copyright © 1972 por Annual Reviews, Inc. Reservados todos los derechos.)*

relajado, tenaz, elocuente, hábil, bien informado y destacado en la autodefensa y en la caza». Puesto que se da una retroalimentación positiva entre estos rasgos sociales más sofisticados y el éxito en el apareamiento, la evolución social puede avanzar indefinidamente sin presiones selectivas adicionales procedentes del ambiente.

Efectos multiplicadores en la innovación cultural y en la expansión reticular

Cualquiera que sea la fuerza motriz, la evolución en la capacidad cultural se llevó a cabo gracias a un creciente poder y presteza en el aprendizaje. La red de contactos entre individuos y bandas también debió crecer. Podemos postular una masa crítica de capacidad cultural y tamaño de la red, donde se hizo ventajoso para las bandas la expansión de ambas cosas. En otras palabras, la retroalimentación se hizo positiva. Este mecanismo, como la selección sexual, no requiere una entrada adicional más allá de los límites del comportamiento social en sí mismo. Pero a diferencia de la selección sexual, probablemente alcanzara el nivel umbral autocatalítico muy al final de la prehistoria humana.

Aumento de la densidad de población y de la agricultura

La visión convencional del desarrollo de la civilización solía ser que las innovaciones en agricultura conducían al crecimiento de la población, a la seguridad del tiempo libre, a la aparición de una clase ociosa y a la concepción de metas civilizadas y menos funcionales de forma inmediata. La hipótesis se ha debilitado considerablemente gracias al descubrimiento de que los !Kung y otros pueblos cazadores-recolectores, trabajan menos y disfrutan de más tiempo libre que la mayoría de agricultores. Los pueblos agricultores primitivos no producen superávits a no ser que se vean compelidos a ello por autoridades políticas o religiosas (Carneiro, 1970). Ester Boserup (1965) ha llegado a sugerir la causación inversa: el crecimiento de la población induce a que las sociedades profundicen sus complicaciones y se hagan expertas en agricultura. Sin embargo, esta explicación no cuenta para el crecimiento de la población en primer lugar. Las sociedades cazadoras-recolectoras permanecieron en un equilibrio demográfico aproximado durante cientos de milenios. Hubo algo más que inclinó a algunas de ellas a transformarse en las primeras agricultoras. Es muy posible que los acontecimientos cruciales no fueran más que el alcance de un cierto nivel de inteligencia, así como el afortunado hallazgo de plantas silvestres alimenticias. Una vez lanzadas, las economías agrícolas permitieron densidades de poblaciones superiores, que a su vez estimularon redes más amplias de contacto social, avance tecnológico y mayor dependencia de la agricultura. Unas pocas innovaciones, como el regadío y la rueda, intensificaron el proceso hasta el punto de no retorno.

Guerra

A través de la Historia la guerra ha sido común entre tribus, y casi universal entre soberanías y estados. Cuando Sorokin analizó las historias de 11 países europeos durante períodos

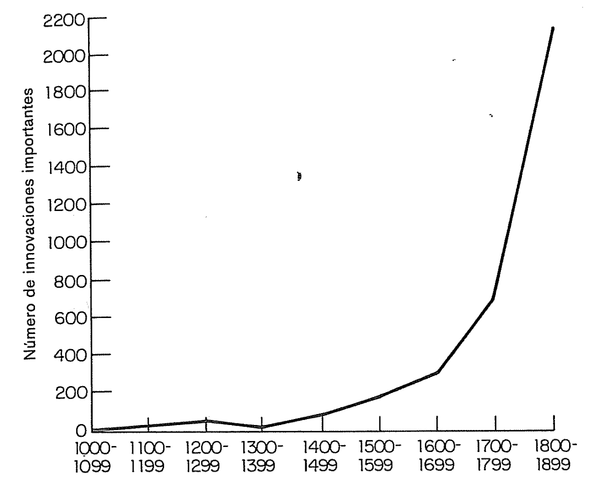


Figura 27-7
Número de descubrimientos e inventos importantes, por siglo, desde desde el 1000 al 1900 de nuestra era. (De Lenski, 1970; después de Ogburn y Nimkoff, 1958. Compilado de L. Darmstaedter y R. DuBois Reymond, 4000 Jahre-Pioner-Arbeit in den Exacten Wissenschaften, *Berlín, J. A. Stargart, 1904.)*

que oscilaban entre 275 y 1025 años, halló que por término medio, se habían visto envueltas en algún tipo de acción militar durante el 47 % del tiempo, o algo así como un año de cada dos. La distribución iba desde un 28 % en el caso de Alemania, hasta el 67 % en el de España. Las primeras soberanías y estados de Europa y Oriente Medio, se doblegaron con gran rapidez, y buena parte de las conquistas fueron de naturaleza genocida. La dispersión de genes siempre ha sido de capital importancia. Por ejemplo, después de la conquista de los Madianitas, Moisés dio instrucciones de resultados idénticos a la agresión y usurpación genética por parte de los langures machos:

> Matad ahora a todos los machos dependientes, y a todas las mujeres que hayan copulado con un hombre, pero guardad para vosotros a las que de entre ellas no lo hayan hecho. (Números 31)

Y siglos después, von Clausewitz comunicó a su pupilo, el príncipe coronado de Prusia, la auténtica y biológica alegría de la guerra:

> Sé audaz y astuto en tus planes, firme y perseverante en su ejecución, resuelto a conseguir un glorioso final, y el destino coronará tu joven frente con una brillante gloria, que es el ornamento de los príncipes, y grabará tu imagen en el corazón de tus últimos descendientes.

La posibilidad de que la guerra endémica y la usurpación genética puedan constituir una fuerza efectiva en la selección de grupo, fue reconocida con claridad por Charles Darwin. En *The Descendent of Man,* propuso un notable modelo que presagió muchos de los elementos de la moderna teoría de la selección de grupo:

> Si un hombre de una tribu, más sagaz que los otros, inventara una nueva artimaña o arma, u otros medios de ataque o defensa, el más llano auto-interés, sin la asistencia de un excesivo poder de razonamiento, propiciaría el que los otros miembros lo imitaran; y todos se beneficiarían de ello. La práctica habitual de cada nuevo arte debe asimismo fortalecer el intelecto en algún ligero grado. Si la invención fuera importante, la tribu vería aumentar su número, extenderse y suplantar a otras tribus. En una tribu más numerosa siempre existirán mayores probabilidades de que nazcan otros miembros superiores y más inventivos. Si estos hombres dejan descendencia para heredar su superioridad mental, la probabilidad de que nazcan miembros aún más ingeniosos se verá aumentada de alguna forma, y en una tribu muy pequeña, decididamente superior. Incluso si no dejan descendencia, la tribu aún incluirá sus relaciones de sangre, y ha sido comprobado por los agricultores que, la conservación y apareamiento de la familia de un animal, que cuando se mató se calificó de valioso, desemboca en la obtención del carácter deseado.

Darwin vio que no sólo la selección de grupo puede apoyar a la individual, sino oponerse a ella, y a veces prevalecer, especialmente si el tamaño de la unidad de reproducción es reducido, y el parentesco medio elevado en correspondencia. Esencialmente el mismo tema fue desarrollado más tarde con creciente profundidad, por Keith (1949), Bigelow (1969) y Alexander (1971). Estos autores consideran algunos de los rasgos más «nobles» del género humano, incluidos el juego en equipo, el altruismo, el patriotismo, la bravura en el campo de batalla, etc., como un producto genético de la guerra.

Añadiendo el postulado de un efecto umbral, es posible explicar porqué el proceso ha actuado exclusivamente en la evolución humana (Wilson, 1972a). Si cualquier mamífero depredador social alcanzara un cierto nivel de inteligencia, como los primitivos homínidos, siendo grandes primates, estarían especialmente predispuestos a alcanzar, una banda tendría la capacidad de ponderar de forma consciente el significado de los grupos sociales adyacentes, y de tratar con ellos de una manera inteligente y organizada. Una banda podría entonces disponer de otra vecina, apropiarse de su territorio y aumentar su propia representación genética en la metapoblación, reteniendo la memoria tribal de este exitoso episodio, repitiéndolo, aumentando la distribución geográfica de su incidencia y extendiendo con rapidez aún más su influencia en la metapoblación. Semejante capacidad cultural primitiva sería permitida por la posesión de ciertos genes. Recíprocamente, la capacidad cultural podría impulsar la dispersión de los genes por la constitución genética de la metapoblación. Una vez iniciado, este refuerzo mutuo podría ser irreversible. Las únicas combinaciones de genes capaces de conferir una eficacia superior en la contienda con agresores genocidas, serían aquellas que produ-

jeran una técnica de agresión más efectiva o incluso la capacidad de detener el genocidio por algún tipo de maniobra pacífica. En cualquier caso, probablemente se dé un avance mental y cultural. Además de ser autocatalítica, una evolución semejante presenta la interesante propiedad de requerir un episodio de selección sólo de forma muy ocasional, para avanzar tan velozmente como la selección a nivel individual. Según la teoría actual, el genocidio o la genosorción que favorezcan mucho al agresor, sólo necesitan tener lugar una vez cada pocas generaciones, para dirigir la evolución. Esto sólo podría llevar a los genes altruistas hasta una elevada frecuencia dentro de las bandas (véase el capítulo 5). El vuelco de las tribus y soberanías calculado a partir de los atlas de historia primitiva europea y de Oriente Medio (por ejemplo, el atlas de McEvedy, 1967), sugiere una magnitud suficiente de eficacia diferencial de grupo como para haberse alcanzado este efecto. Además, debe esperarse que algunas culturas aisladas escaparán al proceso por generaciones a un tiempo, revertiendo en efecto de forma temporal a lo que los etnólogos clasifican como estado pacífico.

Sistema multifactoriales

Cada uno de los mecanismos anteriores podrían, de forma concebible, figurar en solitario como fuerzas motrices suficientes de la evolución social. Pero es mucho más probable que contribuyeran de forma conjunta, con fuerzas diferentes y complejos efectos de interacción. Por tanto, el modelo más realista podría ser totalmente cibernético, con causas y efectos reciprocando a través de subciclos que poseyeran elevados grados de conexión entre sí. Uno de tales esquemas, propuesto por Adams (1966) para el origen de los estados y de las sociedades urbanas, puede verse en la figura 27-8. Inútil es decir que las ecuaciones precisas para traducir éste y otros modelos similares, no han sido escritas, y las magnitudes de los coeficientes no pueden ni siquiera suponerse en los momentos actuales.

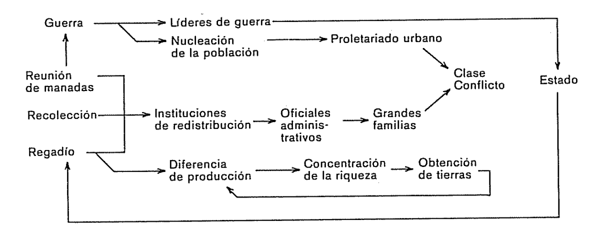


Figura 27-8
Un modelo multifactorial del origen del estado y de la sociedad urbana. (De Flannery, 1972; basado en Adams, 1966. Reproducido con el permiso de «The Cultural Evolution of Civilizations», Anual Review of Ecology and Systematics, *vol. 3, p. 408. Copyright © 1972 de Annual Reviews, Inc. Reservados todos los derechos.)*

Tanto en los modelos unifactoriales como multifactoriales de evolución social, se postula una creciente internalización de los controles. Esta variación se considera como la base de la aceleración en dos etapas citada con anterioridad. En los inicios de la evolución de los homínidos, las fuerzas motrices fueron presiones ambientales externas que no diferían de las que habían guiado la evolución social de otras especies animales. Por el momento, parece razonable suponer que los homínidos sufrieron dos variaciones adaptativas en sucesión: la primera, la vida en campo abierto y el consumo de semillas, y la segunda, después de haberse preadaptado por los cambios anatómicos y mentales asociados con el consumo de semillas, a la captura de grandes mamíferos. La caza mayor indujo un mayor aumento de mentalidad y organización social, que llevó a los homínidos a través del umbral hacia la fase evolutiva autocatalítica y más próxima a la internalización. Esta segunda etapa es en la que emergieron las cualidades humanas más distintivas. Al considerar esta distinción, sin embargo, no desearía dar a entender que la evolución social llegara a independizarse del ambiente. Las estrictas leyes de la demografía aún campeaban en la dispersión de las poblaciones de homínidos y los avances culturales más espectaculares fueron impulsados por la invención de nuevas formas de controlar el ambiente. Lo que sucedió fue que el cambio mental y social llegó a depender más de la reorganización interna y menos de las respuestas directas a las características del ambiente circundante. La evolución social, en resumen, había adquirido su propio motor.

EL FUTURO

Cuando el género humano haya alcanzado un estado estable ecológico, probablemente a finales del siglo próximo, la internalización de la evolución social será casi completa. Hacia esta época, la Biología debería haber alcanzado un máximo, con una rápida maduración de las ciencias sociales. Algunos historiadores de la Ciencia estarán en desacuerdo con esta proyección, arguyendo que la acelerada marcha de los descubrimientos en estos campos implica un desarrollo más veloz. Pero los precedentes históricos nos confundieron antes: los temas de los que estamos hablando son al menos dos veces más difíciles que la Física y la Química.

Consideremos ahora las esperanzas de la Sociología. Esta ciencia se halla ahora en la etapa de historia natural de su desarrollo. Se han producido intentos de elaboración de un sistema pero, al igual que en Psicología, fueron prematuros y vinieron a menos. Buena parte de lo que hoy pasa por teoría en Sociología, es en realidad una designación de fenómenos y conceptos, de la forma esperada en la Historia Natural. El proceso es difícil de analizar debido a que las unidades fundamentales son elusivas, quizás inexistentes. Las síntesis consisten por lo común en tediosas referencias cruzadas de diferentes conjuntos de definiciones y metáforas, elaborados por los pensadores con más imaginación (véase, por ejemplo, a Inkeles,

1964, y Friedrichs, 1970). Esto, también, es típico de la fase de la Historia Natural.

Con el aumento en la riqueza de las descripciones y experimentos, la Sociología se aproxima más cada día a la antropología cultural, a la psicología social y a la economía, y pronto se fundirá con ellas. Estas disciplinas son fundamentales para la Sociología en sentido amplio, y son las más probables que proporcionen sus primeras leyes fenomenológicas. De hecho, posiblemente existan ya algunas leyes cualitativas viables. Incluyen informes sometidos a prueba sobre las relaciones siguientes: efectos de la hostilidad y la tensión sobre el etnocentrismo y la xenofobia (LeVine y Campbell, 1972); la correlación positiva dentro y entre culturas guerreras y deportes combativos, que desemboca en la eliminación del modelo hidráulico del impulso combativo (Sipes, 1973); modelos precisos pero aún especializados, de promoción y oportunidad dentro de gremios profesionales (White, 1970); y, lejos de ser los menos, los modelos económicos más generales.

La transición de una teoría puramente fenomenológica a otra fundamental en Sociología, debe esperar una explicación nerviosa y completa del cerebro humano. Sólo cuando la maquinaria pueda verificarse sobre un papel a nivel de célula, y reunirse después, se aclararán las propiedades de la emoción y el juicio ético. Los simulacros podrán emplearse entonces para estimar toda la gama de respuestas del comportamiento y la precisión de sus controles homeostáticos. La tensión se evaluará en términos de perturbaciones neuro-fisiológicas y sus tiempos de relajación. El conocimiento será traducido a circuitos. El aprendizaje y la creatividad se definirán como alteraciones de partes específicas de la maquinaria cognoscitiva, reguladas por la entrada procedente de los centros emotivos. Habiendo devorado a la Psicología, la nueva neurobiología proporcionará un conjunto duradero de principios primarios a la Sociología.

El papel de la Sociobiología evolutiva en esta empresa tendrá dos vertientes. Intentará reconstruir la historia de la maquinaria e identificar el significado adaptativo de cada una de sus funciones. Algunas de las funciones son casi con toda certeza obsoletas, dirigiéndose hacia exigencias del Pleistoceno tales como caza, recolección y guerra intertribal. Otras pueden mostrarse adaptativas a los niveles individual y familiar, pero no al de grupo, o viceversa. Si se toma la decisión de amoldar las culturas para que se ajusten a los requerimientos del estado estable, algunos comportamientos pueden ser alterados experimentalmente sin perjuicios emocionales o pérdidas de creatividad. Otros, no. La incertidumbre en esta materia significa que el sueño de Skinner sobre una cultura predestinada a la felicidad, tendrá que esperar seguramente a la nueva Neurobiología. También tendrán que esperar un código de ética genéticamente preciso y, por tanto, totalmente justo.

La segunda contribución de la Sociobiología Evolutiva será el control de las bases genéticas del comportamiento social. Los sistemas socio-económicos óptimos nunca pueden ser perfectos, debido al teorema de imposibilidad de Arrow, y probablemente debido también a que las reglas de la ética son pluralistas de forma innata. Además, el fundamento genético sobre el que se construya cualquier sistema tan normativo puede esperarse que varíe constantemente. El género humano jamás ha dejado de evolucionar, pero en cierto sentido sus poblaciones derivan. Los efectos en un período de pocas generaciones podría cambiar la identidad de los óptimos socio-económicos. En particular, la tasa de corriente genética por el mundo ha aumentado hasta niveles dramáticos y se está acelerando, y los coeficientes medios de relación dentro de comunidades locales están disminuyendo en correspondencia. El resultado podría ser una eventual disminución del comportamiento altruista a través de maladaptaciones y pérdida de genes seleccionados en grupo (Haldane, 1932; Eshel, 1972). Se vio antes que los rasgos del comportamiento tienden a seleccionarse mediante el principio de conservación metabólico, cuando son suprimidos o cuando su función original llega a tener un valor adaptativo neutro. Tales rasgos pueden desaparecer en gran medida de las poblaciones sólo en diez generaciones, que en el caso del ser humano sólo significan dos o tres siglos. Con la inadecuada comprensión actual del cerebro humano, no sabemos cuántas de las cualidades más valiosas están genéticamente ligadas a las más obsoletas y destructivas. La cooperatividad hacia los compañeros del grupo podría estar emparejada con la agresividad hacia los extraños, la creatividad con los deseos de poseer y dominar, el afán atlético con una tendencia a respuestas violentas, etc. En los casos extremos, tales emparejamientos podrían arrancar del pleiotropismo o control de más de un carácter fenotípico por parte del mismo conjunto de genes. Si la sociedad del futuro, cuya creación parece inevitable en el próximo siglo, fuera hacia el deliberado gobierno de sus miembros pasados aquellos conflictos y tensiones que una vez dieron fenotipos destructivos a sus bordes darwinianos, los otros fenotipos podrían mermar con ellos. En este sentido genético último, el control social robaría al hombre su humanidad.

Parece que nuestra evolución social autocatalítica nos ha lanzado hacia una carrera particular, que el homínido primitivo que aún hay dentro de nosotros podría no recibir bien. Para mantener a la especie de forma indefinida, nos vemos obligados a dirigirnos hacia un conocimiento total hasta los niveles de neurona y gen. Cuando hayamos progresado lo bastante como para explicarnos a nosotros mismos en estos términos mecanicistas y las ciencias sociales lleguen a florecer por completo, el resultado podría ser difícil de aceptar. De todas formas, parece apropiado concluir este libro como empezó, con la profética perspectiva de Albert Camus:

> Un mundo que pueda explicarse incluso con malas razones, es un mundo familiar. Pero, por otra parte, en un universo despojado de luces e ilusiones, el hombre se siente un forastero, un extraño. Su exilio no tiene remedio pues se ve privado del recuerdo de un hogar perdido, o de la esperanza en la tierra prometida.

Esto, por desgracia, es cierto. Pero aún disponemos de otros cien años.

Glosario

Para una rápida comprensión de la sociobiología, es deseable un curso de biología a nivel universitario. También, para hacer más asequibles los capítulos más técnicos, se necesita alguna práctica en matemáticas elementales, en particular teoría y cálculo estadísticos. Sin embargo, Sociobiología: nueva síntesis, ha sido escrito teniendo en cuenta a la audiencia más amplia posible, y buena parte de él puede leerse con toda comprensión por parte de cualquier persona inteligente, tenga o no una preparación científica formal. Con tal fin, se ha dotado este glosario de los términos elementales de biología y matemáticas, más comúnmente usados en esta obra. El lector también hallará que contiene más expresiones técnicas limitadas a la sociobiología, incluyendo unas pocas que aparecen solo furtivamente en el presente libro, pero que aparecen con insistencia en la literatura citada.

Abeja melífera Miembro del género *Apis*. A no ser que se califique de otra forma, una abeja melífera es en particular un miembro de la especie doméstica *A. mellifera*, aplicándose el término por lo común a la casta de las obreras.

Absentismo Práctica de ciertos animales, como los tupayas, de anidar lejos de la prole, visitándola de vez en cuando para alimentarla y proporcionarle un mínimo de cuidados adicionales.

Acosamiento Ataque conjunto hacia un depredador demasiado formidable para ser manejado por un solo individuo, en un intento de imposibilitarlo o al menos, de alejarlo de las proximidades.

Actividad de desplazamiento Ejecución de un acto de comportamiento, usualmente en condiciones de frustración o indecisión, que no es directamente importante para la situación actual.

Actividad redirigida Dirección de algún comportamiento, como un acto de agresión, lejos del objetivo primitivo y hacia otro menos apropiado.

Aculeado Perteneciente a los Aculeata, o Hymenoptera con aguijón, grupo que incluye a abejas, hormigas y muchas avispas.

Adaptación En biología de la evolución, cualquier estructura, proceso fisiológico o modelo de comportamiento, que hace a un organismo más capaz de sobrevivir y reproducirse que otros miembros de la misma especie. También, proceso evolutivo que conduce a la formación de aquel rasgo.

Adaptativo Perteneciente a cualquier rasgo anatómico, fisiológico o de comportamiento, que ha surgido mediante el proceso evolutivo de la adaptación.

ADN (ácido desoxirribonucleico) Material hereditario básico para todos los tipos de organismos. En organismos superiores, incluyendo a los animales, la mayor parte del mismo se halla en los cromosomas.

Agonístico Referente a cualquier actividad relacionada con la pelea, ya sea agresión o conciliación y retirada.

Agregación Grupo de individuos de la misma especie, formado por más de una pareja o familia, reunidos en el mismo lugar, pero sin organización interna ni comportamiento cooperativo. Debe distinguirse de una auténtica sociedad.

Agresión Acto físico o movimiento de amenaza por parte de un individuo, que reduce la libertad o la eficacia biológica de otro.

Alado Que tiene alas. A veces también se usa para referirse a un insecto social reproductor que aún muestra alas.

Alelo Forma particular de un gen, distinguible de otras formas o alelos del mismo gen.

Alfa Referente al individuo de rango más elevado dentro de una jerarquía de dominancia.

Almacenadores de polen Especies de abejorros que ácumulan polen en capullos abandonados. De tiempo en tiempo, las hembras adultas sacan polen de los mismos y los dan de comer dentro de una celda larvaria, en forma de mezcla liquida de polen y miel. (En oposición a los constructores de bolsas.)

Aloaseo Aseo dirigido hacia otro individuo, en oposición al auto-aseo, dirigido al propio cuerpo.

Alodapina Abeja ceratinina perteneciente a *Allodape* o a uno de diversos géneros muy relacionados, todos los cuales, o son primitivamente eusociales, o socialmente parásitos. De esta categoría taxonómica informal queda excluido *Ceratina*, el único otro género principal viviente de la tribu Ceratinini.

Alometría Cualquier tipo de relación entre dos partes corporales que pueda expresarse por $y = bx^a$, donde a y b son constantes adecuadas. En el caso especial de isometría en que $a = 1$, las proporciones relativas de las partes corporales permanecen constantes con el cambio de tamaño corporal total. En todos los demás casos ($a \neq 1$), las proporciones relativas cambian a medida que varía el tamaño corporal total. La alometría es importante en la diferenciación de castas de los insectos sociales, especialmente hormigas.

Alometría monofásica Polimorfismo en que la línea de regresión alométrica tiene una sola pendiente; en hormigas el uso del término también implica que la relación de algunas partes corporales medidas no es isométrica.

Alomona Sustancia química liberada por una especie, que sirve como señal de comunicación para otra. (En contraste con las feromonas.)

Alopariente Individuo que ayuda a los progenitores en el cuidado de los jóvenes.

Alopátrido Referente a poblaciones, particularmente especies, que ocupan diferentes distribuciones geográficas. (En contraste con simpátrido.)

Alozigótico Referente a dos genes del mismo locus cromosómico que son distintos, o al menos cuya identidad no se debe al descendiente común. (En contraste con autozigótico.)

Altricial Perteneciente a los animales jóvenes indefensos durante un sustancial período después del nacimiento; úsase especialmente en referencia a las aves. (En contraste con los precoces.)

Altruismo Comportamiento auto-destructivo ejecutado en beneficio de otros. (Véase la discusión en el capítulo 5.)

Altruismo recíproco Tráfico de actos altruistas por parte de individuos en momentos distintos. Por ejemplo, una persona salva a otra que se ahoga, a cambio del compromiso (o al menos la esperanza) de que su acto altruista sea devuelto, si las circunstancias se invierten en el futuro.

Ambientalismo En Biología, forma de análisis que precisa el papel de las influencias ambientales, en el desarrollo del comportamiento y de otros rasgos biológicos. También, punto de vista por el que tales influencias tienden a ser capitales en el desarrollo del comportamiento.

Ameba Cualquiera de un gran número de organismos unicelulares, especialmente del phylum Sarcodina, caracterizados por su capacidad de cambiar de forma con frecuencia, merced a extensiones y retracciones de partes blandas del citoplasma denominadas seudópodos.

Amortiguación agonística Utilización de crías por parte de los adultos para inhibir la agresión de otros; informada entre los macacos machos y algunos otros simios.

Análisis del camino Sistema gráfico de análisis usado para determinar el coeficiente de endogamia.

Analogía Parecido de funciones, y a menudo también de apariencia, entre dos estructuras, procesos fisiológicos o comportamientos, debido a la evolución y no al antepasado común. (En contraste con homología.)

Análogo Referente a estructuras, procesos fisiológicos o comportamientos similares, debido a la evolución convergente y no a la de antepasado común; por tanto, mostrando analogía. (Opuesto a homólogo.)

Anfibio Cualquier miembro de la clase vertebrada Amphibia, como la salamandra, la rana o el sapo.

Anisogamia Condición en que la célula sexual femenina (huevo) es mayor que la masculina (esperma). (En contraste con isogamia.)

Antenación Contacto con las antenas. El movimiento puede servir como prueba sensorial o como señal táctil hacia otro insecto.

Anual Referente a un ciclo vital, o a una especie que lo posee, que se completa en una estación de crecimiento.

Apareamiento desordenado Apareamiento no aleatorio de individuos que difieren entre sí en uno o más rasgos.

Apareamiento ordenado Apareamiento no al azar de individuos que se parecen entre sí en uno o más rasgos. (En contraste con el apareamiento desordenado.)

Aposematismo Advertencia por parte de animales peligrosos de su identidad. Así pues, las avispas, peces del coral y serpientes más venenosas, son también a menudo las más brillantemente coloreadas.

Aprendizaje enfático Véase aprendizaje observacional.

Aprendizaje observacional Aprendizaje no recompensado que se produce cuando un animal observa las actividades de otro. Igual que aprendizaje enfático.

Aprovisionamiento en masa Acto de almacenar todo el alimento necesario para el desarrollo de una larva, en el momento en que es depositado el huevo. (En oposición al aprovisionamiento progresivo.)

Aprovisionamiento progresivo Alimentación de una larva con comidas repetidas. (En oposición al aprovisionamiento en masa.)

Aptitud genética Contribución a la siguiente generación de un genotipo en una población, en relación con la contribución de otros genotipos. Por definición, este proceso de selección natural conduce eventualmente al predominio de genotipos con aptitudes.

Arácnido Miembros de la clase Arachnida, como arañas, ácaros o escorpiones.

Área de actividad Área que un animal aprende cuidadosamente y patrulla con regularidad. Puede estar o no defendida; aquellas partes que sí lo están, constituyen el territorio.

Área nuclear Área de mayor uso regular de toda el área de actividad.

Área total Toda el área cubierta por un individuo durante su vida.

Arena Área utilizada consistentemente para las ostentaciones comunales del cortejo. Igual que lek.

Artiodáctilo Cualquier animal perteneciente al orden Artiodactyla, y por tanto un ungulado con un número par de dedos en cada pezuña. Los artiodáctilos más comunes incluyen cerdos, venados, camellos y antílopes. (En contraste con los perisodáctilos.)

Artrópodo Cualquier miembro del phylum Arthropoda, como crustáceos, arañas, milpiés, ciempiés o insectos.

Asamblea Llamada de reunión de los miembros de una sociedad para cualquier actividad común.

Aseo Limpieza de la superficie corporal por lamedura, mordisqueo, recogida con los dedos u otros tipos de manipulaciones. Cuando la acción se dirige hacia el cuerpo propio, se llama auto-aseo, y cuando se dedica a otro individuo, aloaseo.

Australopitecino Perteneciente a los «hombres simio», primates del género *Australopithecus*, que fueron formas primitivas del Pleistoceno y antecesores del hombre moderno (género *Homo*). Poseían posturas y dentición similares a las del hombre moderno, pero los cerebros no eran muy superiores a los antropoides actuales.

Australopithecus Véase australopitecino.

Autoaseo Asear directamente el propio cuerpo. En oposición a aloaseo, o aseo de otro individuo.

Autocatálisis Cualquier proceso cuya tasa aumente por sus propios productos. Así pues, las reacciones autocatalíticas, alimentadas por una retroalimentación positiva, tienden a acelerarse hasta el agotamiento de los ingredientes o la imposición de alguna limitación externa.

Automimetismo Imitación por parte de un sexo o estadio vital de comunicación, de otro sexo o estadio vital de la misma especie. Un ejemplo es la imitación por parte de los machos de algunas especies de monos, de las señales sexuales femeninas, que parecen emplear en los rituales de apaciguamiento.

Autozigótico Referente a dos o más alelos del mismo locus, que son idénticos por descendiente común.

Auxiliares Hembras de insectos sociales, especialmente abejas, avispas y hormigas, que se asocian con otras hembras de la misma generación y se convierten en obreras.

Banda Término aplicado a grupos de ciertos mamíferos sociales, incluyendo a coatíes y seres humanos.

Bandadas de especies mixtas Grupos de aves pertenecientes a dos o más especies, que viajan y buscan comida juntas.

Biología del comportamiento Estudio científico de todos los aspectos del comportamiento, incluyendo a la Neurofisiología, Etología, Psicología comparada, Sociobiología y Ecología del comportamiento.

Biología evolutiva Disciplinas colectivas de la Biología que tratan sobre el proceso evolutivo, y de las características de poblaciones de organismos, así como ecología, comportamiento y sistemática.

Biomasa Peso de un conjunto de plantas, animales o ambos. El conjunto se elige por conveniencia; puede ser, por ejemplo, una colonia de insectos, una población de lobos o todo un bosque.

Bit Unidad cuantitativa básica de información; específicamente, es la cantidad de información requerida para controlar sin error, cuál de dos alternativas equiprobables debe elegir el receptor.

Cadena trófica Parte de una red de alimentación, más frecuentemente una secuencia simple de presas y de los depredadores que las consumen.

Cánido Miembro de la familia de mamíferos de los Canidae, como el lobo, el perro doméstico o el chacal.

Canto En el estudio del comportamiento animal, cualquier señal vocal elaborada.

Capacidad de soporte Usualmente simbolizada por K, el mayor número de organismos de una especie determinada, que pueden mantenerse indefinidamente en una parte dada del ambiente.

Carácter En taxonomía y algún otro campo de la Biología, la palabra *carácter* es comúnmente usada como sinónimo de rasgo. Un rasgo determinado que presenta un individuo y no otro, o una especie y no otra, se denomina a menudo característica.

Cardumen Grupo de peces o de animales parecidos, como los calamares, que nadan juntos de una forma organizada; la mayoría de miembros del cardumen se hallan típicamente en la misma etapa del ciclo vital.

Cardumen denso Cardumen de peces en que los cuerpos de los individuos realmente se tocan. También, grupo de ballenas.

Carnívoro Animal que come carne fresca.

Carrera en línea recta Carrera media ejecutada por una obrera de abeja melífera durante la danza contoneada, y elemento que contiene la mayor parte de la información simbólica referente a la localización del objetivo en el exterior de la colmena. La abeja danzante ejecuta una carrera en línea recta, luego se curva hacia la izquierda (o derecha), realiza otra carrera en línea y vuelve a curvarse en dirección opuesta, y así sucesivamente, formando los tres movimientos básicos el característico modelo de ocho de la danza contoneada.

Carrera en tándem Forma de comunicación, usada por las obreras de ciertas especies de hormigas durante la exploración o el reclutamiento, en que un individuo sigue a otro inmediatamente detrás, frecuentemente contactando el abdomen del primero con sus antenas.

Casta Ampliamente definida, como en la teoría ergonómica (capítulo 14), cualquier conjunto de individuos de un tipo morfológico determinado, o grupo de edades, o ambas cosas, que ejecuta un trabajo especializado dentro de la colonia. En un sentido más estricto, cualquier conjunto de individuos de una colonia dada que son morfológicamente distintos de otros, y presentan un comportamiento especializado.

Causa última Condiciones ambientales que mantienen a ciertos rasgos como adaptativos, y a otros no; por tanto, los rasgos adaptativos tienden a ser retenidos en la población y están «causados» en este último sentido. (En contraste con causa próxima.)

Causación próxima Condiciones del ambiente o de la fisiología interna que aceleran las respuestas de un organismo. Deben distinguirse de las fuerzas ambientales, consideradas como causación última, que conducen a la evolución de la respuesta en primer lugar.

Celda de crianza Cámara especial o receptáculo, para albergar a los estadios inmaduros de los insectos.

Celda real En las abejas melíferas, celdas grandes, picudas y de cera, construidas para criar las larvas reales. En algunas especies de termes, celda especial en que se aloja la reina.

Cercopitecoide Perteneciente a los monos y antropoides del Viejo Mundo (clasificados como la superfamilia Cercopithecoidea por muchos autores.)

Ceremonia Ostentación altamente desarrollada y compleja, usada para conciliarse con los otros, así como para establecer y mantener lazos sociales.

Ciclo estral Series repetidas de cambios en la fisiología y comportamiento reproductivos, que culminan en el estro o tiempo de celo.

Ciclo de desarrollo Período que va desde la salida del huevo hasta la eclosión del insecto adulto. (Aplícase a los estudios de avispas sociales.)

Ciclo taxonómico Ciclo por el que una especie se extiende mientras está adaptada a un hábitat, restringiendo su distribución y escindiéndose en dos o más especies mientras se adapta a otro hábitat. Los ciclos taxonómicos se han notado especialmente en grandes sistemas de islas; la dispersión se da por lo común en hábitats abiertos, y la restricción y especiación, en los bosques.

Ciclo vital Duración total de la vida de un organismo (o de una sociedad), desde el momento en que se origina, hasta el que se reproduce.

Cinopsis Atracción de los otros miembros de la sociedad por la sola visión del movimiento.

Clado Una especie o conjunto de ellas que representan distintas ramas de un árbol filogenético. (En contraste con grado evolutivo.)

Cladograma Árbol filogenético que representa sólo la escisión de especies y grupos de ellas, a través del tiempo evolutivo.

Clase En los sistemas de clasificación de los organismos, categoría por debajo del phylum y por encima del orden; grupo de órdenes relacionados y similares. Ejemplos de clases son los insectos (todos los insectos auténticos, con seis patas), y las aves.

Cleptobiosis Relación merced a la cual, una especie roba los almacenajes de comida, o excava en los montones rehusados de otra, pero sin anidar en estrecha asociación con ella.

Cleptoparasitismo Relación parásita en la que una hembra busca las presas o alimentos almacenados de otra, usualmente perteneciente a otra especie, efectuando la expropiación para criar a su propia descendencia.

Clina Modelo de cambio genético gradual de una población, de una parte de su distribución geográfica a otra. Muchas especies de mamíferos, por ejemplo, muestran clinas de tamaño creciente hacia las partes más frías de sus distribuciones.

Clon Población de individuos todos derivados asexualmente a partir del mismo y único progenitor.

Coeficiente de consanguinidad Igual que el de parentesco.

Coeficiente de endogamia Simbolizado por f o F, es la probabilidad de que ambos alelos (formas génicas) en un locus de un par cromosómico, sean idénticos en virtud del descendiente común.

Coeficiente de parentesco Simbolizado por F_{IJ} o f_{IJ}, es la probabilidad de que un par de alelos tomados al azar del mismo locus en dos individuos, sean idénticos en virtud del descendiente común. También se llama coeficiente de consanguinidad.

Coeficiente de relación También conocido como grado de relación, y simbolizado por r, es la fracción de genes idénticos por descendiente entre dos individuos.

Coespecífico Perteneciente a la misma especie.

Colonia Sociedad altamente integrada, ya sea por unión física de los miembros, división de los mismos en zooides especializados o castas, o ambas cosas. En el uso vernáculo, el término colonia es ocasionalmente aplicado a casi cualquier grupo de organismos, especialmente un grupo de aves que anidan o un grupo de roedores que viven en madrigueras.

Comensalismo Simbiosis en que los miembros de una especie resultan beneficiados, mientras que los de la otra ni se benefician ni se perjudican.

Compartimentación Forma y extensión en que subgrupos de sociedades actúan como unidades discretas.

Competición Demanda activa de dos o más organismos (o dos o más especies) de un recurso común.

Complejo mirmecioide Uno de los dos grupos taxonómicos principales de las hormigas; el nombre se basa en la subfamilia Myrmeciinae, uno de los taxones constituyentes. No debería confundirse con la subfamilia Myrmicinae, que pertenece al complejo poneroide. (Véase el capítulo 20.)

Complejo poneroide Uno de los dos grupos taxonómicos principales en las hormigas; el nombre se basa en la subfamilia Ponerinae, uno de los taxones constituyentes. (Véase el capítulo 20.)

Comportamiento convencional De acuerdo con la hipótesis propuesta por V. C. Wynne-Edwards, cualquier comportamiento por el que los miembros de una población revelando su presencia permiten que los demás descubran la densidad de población. Una forma más elaborada de tal comportamiento se denomina ostentación epideíctica.

Comunal Aplícase a la condición o al grupo que la muestra, en que los miembros de la misma generación cooperan en la construcción del nido, pero no en el cuidado de la prole.

Comunicación Acción por parte de un organismo (o célula) que altera la probabilidad de la forma de conducta en otro (o célula), de forma adaptativa. (Véase la discusión en el capítulo 8.)

Comunicación de masas Transferencia entre grupos de individuos de información de un tipo que no puede transmitirse de un individuo a otro. Los ejemplos incluyen a la organización espacial de los asaltos en las hormigas legionarias, la regulación de los números de hormigas obreras en las pistas olorosas, y ciertos aspectos de la termorregulación en los nidos.

Conexión Número y conexión de los nexos de comunicación dentro y entre sociedades.

Constructores de bolsas Especies de abejorros que edifican bolsas de cera especiales cercanas a grupos de larvas, llenándolas con polen. (En oposición a almacenadores de polen.)

Control De acuerdo con el uso estrictamente sociobiológico, particularmente en los estudios con primates, el control es la intervención de uno o más individuos, para reducir o detener la agresión entre otros miembros del grupo.

Convergencia de caracteres Proceso por el cual dos especies recién evolucionadas interactúan de tal forma, que una o ambas convergen en uno o más rasgos. (En contraste con desplazamiento de caracteres.)

Convergencia evolutiva Adquisición evolutiva de un rasgo determinado o de un conjunto de ellos, por parte de dos especies o más, de forma independiente.

Coordinación Interacción entre individuos o subgrupos, de forma que el esfuerzo total del grupo se divide entre estas unidades sin que ninguno de ellos asuma el liderazgo.

Cormidio Grupo de zooides (miembros individuales) de una colonia de sifonóforo, que pueden separarse del resto de la misma y llevar una existencia independiente. El cormidio es la unidad de organización entre el zooide y la colonia completa.

Coro Grupo de anuros que cantan (ranas o sapos), o de insectos.

Corriente genética Intercambio de genes entre distintas especies (un caso extremo es la hibridación) o entre diferentes poblaciones de la misma especie.

Corrillo Sociedad básica de los perrillos de las praderas (un tipo de roedores). Está formada por un reducido grupo de animales que ocupan madrigueras comunes.

Corte Área defendida por machos individuales dentro de un lek, o área de ostentación común; especialmente en aves. También, grupo de obreras de una colonia de insectos que rodean a la reina, especialmente en las abejas melíferas; la composición de la corte, también llamada séquito, cambia constantemente.

Crecimiento exponencial Crecimiento, especialmente en cuanto a número de organismos de una población, que es función simple del tamaño de la entidad en crecimiento; cuanto mayor sea ésta, con más rapidez crece.

Crecimiento logístico Crecimiento, especialmente en el número de organismos que constituyen una población, que disminuye de forma estable a medida que la entidad se aproxima a su tamaño máximo. (En comparación con crecimiento exponencial.)

Cromosoma Estructura compleja y a menudo parecida a una varilla, que se encuentra en el núcleo celular, portando parte de las unidades genéticas básicas (genes) de la célula.

Cuasisocial Aplícase a la condición, o al grupo que la manifiesta, en que los miembros de la misma generación usan el mismo nido compuesto, cooperando en el cuidado de la prole.

Cuidado aloparental Asistencia por parte de individuos distintos de los progenitores en el cuidado de la prole. El comportamiento puede mostrarse tanto en hembras (cuidado alomaternal), como en machos (cuidado alopaternal.)

Culturización Transmisión de una cultura determinada, especialmente a los miembros jóvenes de la sociedad.

Curva de frecuencia Curva de un gráfico que muestra una determinada distribución de frecuencias.

Danza contoneada Danza por la que las obreras de diversas especies de abejas melíferas (género *Apis*) se comunican la localización de los hallazgos alimentarios, así como de los nuevos lugares donde anidar. La danza es básicamente una carrera según una forma de ocho, con la línea media y transversal del ocho conteniendo información sobre la dirección y distancia del objetivo. (Véase el capítulo 8.)

Darwinismo Teoría de la evolución por selección natural, como inicialmente propuso Charles Darwin. La versión moderna de esta teoría aún reconoce a la selección natural como el proceso central, y por esta razón se denomina a menudo neo-Darwinismo.

Deme Población local dentro de la cual el apareamiento se produce completamente al azar. Por tanto, es la unidad mayor de población que puede analizarse mediante los modelos más simples de la genética de poblaciones.

Demografía Tasa de crecimiento y estructura de edad de las poblaciones, y procesos que determinan estas propiedades.

Dendrograma Diagrama que muestra el cambio evolutivo de un rasgo biológico, incluyendo las ramificaciones de éste en distintas formas, debido a la multiplicación de especies que lo presentan.

Dependencia de la densidad Aumento o disminución de la influencia de un factor fisiológico o ambiental sobre el crecimiento de la población, a medida que aumenta la densidad de ésta.

Depredación en grupo Caza y recuperación de presas vivas por parte de grupos de animales que cooperan. Este modelo de comportamiento se desarrolla, por ejemplo, en las hormigas legionarias y en los lobos.

Depredador Cualquier organismo que mata y devora a otros.

Desalación Pérdida de las alas por parte de la reina (y también de los machos en los termes), durante o inmediatamente después del vuelo y antes de la fundación de la colonia.

Desalado Referente a un individuo que ha perdido sus alas, usualmente después del apareamiento; se usa tanto como adjetivo como nombre.

Desencadenador Estímulo de una señal usado en la comunicación. A menudo el término se usa en un sentido amplio para designar cualquier estímulo de señales.

Desencadenador social Véase desencadenador.

Desplazamiento de caracteres Proceso por el cual, dos especies recién evolucionadas interactúan de forma que una o ambas se separan aún más en la evolución. (En contraste con convergencia de caracteres.)

Deriva genética Evolución (cambio de frecuencias génicas) sólo por procesos probabilísticos.

Deriva social Divergencia al azar del comportamiento y sistema de organización de las sociedades.

Deriva tradicional Deriva social (divergencia aleatoria en el comportamiento social) basada puramente en diferencias de experiencia, y que por tanto pasa como parte de la tradición.

Determinista En matemáticas, referente a la relación fija entre dos o más variables, sin tener en cuenta el efecto de la probabilidad en el resultado de casos particulares. (En contraste con estocástico.)

Determinación del sexo Proceso por el cual el sexo de un individuo se determina. Por ejemplo, la presencia de un cromosoma *Y* en un embrión humano, causa que el feto se convierta en varón; la fertilización de los huevos de avispas y hormigas provoca el desarrollo de hembras.

Dialecto En el estudio del comportamiento animal, variantes geográficas locales de los cantos de las aves, danzas contoneadas de las abejas melíferas y otras ostentaciones usadas en la comunicación.

Dimorfismo En los sistemas de castas, existencia en la misma colonia de dos formas distintas, incluyendo dos clases de tamaños, no conectadas por formas intermedias.

Dimorfismo sexual Cualquier diferencia consistente entre machos y hembras, más allá de las partes funcionales básicas de los órganos sexuales.

Diploide Referente a una célula u organismo que presenta un complemento cromosómico consistente en dos copias (llamados homólogos) de cada cromosoma. Una célula u organismo diploide surge usualmente como el resultado de la unión de dos células sexuales, présentando cada una, una copia de cada cromosoma. Así pues, los dos homólogos de cada par de cromosomas de una célula diploide tienen origen distinto, derivándose uno de la madre, y el otro del padre. (En contraste con haploide.)

Distancia individual Distancia mínima fija que un animal intenta mantener entre él y los otros miembros de la especie.

Distribución de edad estable Condición por la que las proporciones de individuos pertenecientes a distintos grupos de edad, permanecen constantes generación tras generación.

Distribución de frecuencias Distribución de números de individuos que muestran valores distintos de alguna cantidad variable; por ejemplo, números de animales de diferentes edades, o números de nidos que contienen distintas proporciones de jóvenes.

Distrito Grupo de sociedades de perrillos de las praderas (corrillos) separadas de las otras por una barrera fisica, como una corriente de agua o una cordillera.

Dulosis Relación por la que las obreras de una especie de hormigas parásitas (dulóticas), asaltan los nidos de otra especie, capturan la prole (usualmente en forma de pupas), y la crían como compañeras de nido esclavas.

Dúo Intercambio rápido y preciso de notas entre dos individuos, especialmente aves apareadas.

Eclosión Emergencia de un insecto adulto (imago) de la pupa; con menor frecuencia, salida del huevo.

Ecología Estudio científico de la interacción de los organismos con su ambiente, incluyendo tanto el ambiente físico como a los otros organismos que viven en él.

Ecosistema Todos los organismos de un hábitat determinado, como un lago o un bosque, conjuntamente con el ambiente físico en que viven.

Efecto Darling Véase efecto de Fraser Darling.

Efecto de Fraser Darling Estimulación de la actividad reproductora por la presencia y actividad de otros miembros de la especie aparte de la pareja que se reproduce.

Efecto de grupo Alteración en el comportamiento o fisiología dentro de una especie, ocasionada por señales que no están dirigidas ni en el espacio, ni en el tiempo. Un ejemplo simple es el de la facilitación social, en que hay un incremento de una actividad, meramente a partir de la visión o el sonido (o de otra forma de estímulo) provenientes de otros individuos enzarzados en la misma actividad.

Efecto fundacional Diferenciación genética de una población aislada debida al hecho de que sólo por probabilidades, sus fundadores contenían un conjunto de genes estadísticamente distintos de los de otras poblaciones.

Efecto multiplicador En sociobiología, amplificación de los efectos del cambio evolutivo en el comportamiento, cuando éste se incorpora a los mecanismos de organización social.

Efecto reproductor En insectos sociales, efecto por el que la tasa de producción de nuevos individuos por miembro de la colonia disminuye, a medida que aumenta el tamaño de la misma.

Eficacia Véase aptitud genética.

Eficacia inclusiva Suma de la eficacia propia de un individuo y de todas sus influencias sobre la de sus parientes que no sean descendientes directos; por tanto, es el efecto total de la selección familiar con referencia a un individuo

Egoísmo En un sentido estrictamente sociobiológico, comportamiento que beneficia al individuo en términos de eficacia biológica, a expensas de la de otros miembros de la misma especie. (Compárese con altruismo y rencor.)

Élite Referente al miembro de una colonia de insectos que muestra una iniciativa y actividad superiores al promedio.

Emigración Movimiento de un individuo o sociedad de un lugar de anidamiento a otro.

Endémico Referente a una especie que es nativa de un lugar determinado, y que no se encuentra en ningún otro sitio.

Endocrinología Estudio científico de las glándulas endocrinas y las hormonas.

Endogamia Apareamiento entre familiares. El grado de endogamia se mide por la fracción de genes que serán idénticos, debido al descendiente común. (Véase coeficiente de endogamia; en contraste con exogamia.)

Enjambrazón En abejas meliferas, método normal de reproducción de la colonia, en que la reina y un gran número de obreras parten de improviso del nido original hacia algún lugar expuesto. Allí se arraciman, mientras las obreras exploradoras vuelan en busca de una nueva cavidad nidal disponible. En hormigas y termes, el término «enjambrazón» se aplica a menudo a los éxodos en masa de formas reproductoras desde los nidos, al principio del vuelo nupcial.

Entomología Estudio científico de los insectos.

Epidermis Capa externa de células vivas en la piel.

Epigámico Cualquier rasgo relacionado con el cortejo y el sexo distinto de los órganos esenciales y del comportamiento de cópula.

Epizootia Expansión de una enfermedad por una población de animales; equivalente a epidemia en los seres humanos.

Ergatogina Cualquier forma morfológicamente intermedia entre la obrera y la reina, en una sociedad de insectos.

Ergonomía Estudio cuantitativo del trabajo, representaciones y eficacia. (Véase la discusión en el capítulo 14.)

Escala de comportamiento Véase escalonamiento del comportamiento.

Escalonamiento Véase escalonamiento del comportamiento.

Escalonamiento del comportamiento Gama de formas e intensidades de un comportamiento, que pueden expresarse de una forma adaptativa por la misma sociedad u organismo individual. Por ejemplo, una sociedad puede organizarse en territorios individuales a bajas densidades, pero ir hacia un sistema de dominación a densidades elevadas. (Véase la discusión del capítulo 2.)

Esclerito Parte de la pared del cuerpo de los insectos bordeada por suturas.

Esfecología Estudio científico de las avispas.

Esfuerzo reproductor Esfuerzo requerido para reproducirse, medido en términos de disminución en la capacidad del organismo para reproducirse posteriormente.

Espacio activo Espacio dentro del cual la concentración de una feromona (o de cualquier otra sustancia química activa desde el punto de vista del comportamiento), está en o por encima de la concentración umbral. El espacio activo de una feromona es, de hecho, la señal química en sí misma.

Especiación Procesos de diversificación genética de poblaciones y de la multiplicación de especies.

Especie Unidad inferior básica de clasificación en taxonomía biológica, compuesta por una población o por series de ellas muy relacionadas y de organismos similares. La definición algo más estricta de «especie biológica» es la de estar formada por individuos capaces de entrecruzarse libremente entre sí, pero no con miembros de otra especie en condiciones naturales.

Especie oportunista La especializada en la explotación de hábitats recién abiertos. Tales especies por lo común son capaces de dispersarse a largas distancias y de reproducirse con rapidez; en otras palabras, son selectoras de *r*.

Espermateca Receptáculo del insecto hembra en que se almacena el esperma.

Estadio Cualquier período entre mudas durante el curso del desarrollo de un igerto u otro artrópodo.

Estado estacionario Condición que en apariencia no cambia, debido al equilibrio entre síntesis (o llegada) y degradación (o partida) de todos los componentes importantes del sistema.

Estímulo señal Estímulo único, o uno de entre muy pocos que son cruciales, según el cual un animal distingue los objetos clave, como enemigos, parejas potenciales y lugares disponibles de anidamiento.

Estocástico Referente a las propiedades de la probabilidad matemática. Un modelo estocástico tiene en cuenta las variaciones en los resultados que se deben sólo a la probabilidad. (En contraste con determinista.)

Estridulación Producción de sonido frotando una parte de la superficie corporal contra otra. Es una forma usual de comunicación entre los insectos.

Estro Período de celo o de máxima receptividad sexual, en la hembra. De ordinario, el estro también es el tiempo de liberación de huevos por parte de la hembra.

Etoclina Serie de distintos comportamientos observados entre especies relacionadas, que se interpretan como representación de etapas en una tendencia evolutiva.

Etología Estudio de todas las formas de comportamiento animal en ambientes naturales, poniendo de relieve el análisis de las adaptaciones y la evolución de los modelos.

Eusocial Aplícase a la condición, o al grupo que la presenta, en que los individuos muestran los tres rasgos siguientes: cuidado cooperativo de los jóvenes; división reproductora del trabajo, con individuos más o menos estériles trabajando en beneficio de los individuos reproductores; y solapamiento de al menos dos generaciones de estadios vitales, capaces de contribuir al trabajo en la colonia. «Eusocial» es el equivalente formal de las expresiones «auténticamente social» o «social superior», que se emplean por lo común con un significado menos exacto en el estudio de los insectos sociales.

Euterio Perteneciente a los mamíferos placentarios.

Evolución Cualquier cambio gradual. La evolución orgánica, referida a menudo como evolución para abreviar, es cualquier cambio genético de los organismos de una generación a otra; o más estrictamente, un cambio de frecuencias génicas dentro de poblaciones, de una a otra generación. (Véase la discusión en el capítulo 4.)

Éxito reproductor Número de descendientes vivos de un individuo.

Exoesqueleto Capa corporal externa endurecida de los insectos y otros artrópodos, que actúa tanto como cubierta de protección, como de fijación esquelética para los músculos.

Exogamia Apareamiento de individuos no relacionados. (En contraste con endogamia.)

Extinción de K Extinción regular de poblaciones cuando se hallan en o cerca de la capacidad de soporte del ambiente (cuando hay individuos de *K* en la población). (En contraste con extinción de *r*.)

Extinción de r Extinción de una población entera poco después de la colonización, mientras aún se halla en una etapa temprana de crecimiento y expansión. (En contraste con la extinción de *K*.)

F, f Símbolo del coeficiente de endogamia.

F_{IJ}, f_{IJ} Símbolo del coeficiente de parentesco.

Facilitación Véase facilitación social.

Facilitación social Forma ordinaria de comportamiento que es iniciado o incrementado en frecuencia o velocidad, por la presencia o las acciones de otro animal.

Factor antisocial Cualquier presión de selección que tiende a inhibir o invertir la evolución social.

Falsa obrera Casta especial que se encuentra en los termes inferiores, formada por individuos que han regresionado a partir de las etapas ninfales por mudas que redujeron o eliminaron los esbozos alares, o derivados de larvas que sufrieron mudas no diferenciadoras. Las falsas obreras sirven de elementos principales de la casta de las obreras, pero siguen siendo capaces de convertirse en otras castas por mudas sucesivas.

Familia En Sociobiología, la acepción designa el significado convencional de padres y descendencia, conjuntamente con otros familiares estrechamente asociados con ellos. En taxonomía, la familia es la categoría que sigue al orden y que precede al género; es un grupo de géneros relacionados y similares. Los ejemplos de familias taxonómicas incluyen a los Formicidae, con todas las hormigas, y a los Felidae, con todos los felinos.

Fase nómada Período en el ciclo de actividad de una colonia de hormigas legionarias, durante el que la colonia busca comida más intensamente, moviéndose con frecuencia de un vivaque a otro. La reina no pone huevos, y la mayor parte de la prole se halla en estado larvario. (En oposición a fase sedentaria.)

Fase sedentaria Período del ciclo de actividad en una colonia de hormigas legionarias, durante el que la colonia se está relativamente quieta y

no se mueve de un lugar a otro. En éste momento, la reina pone los huevos y el grueso de la prole se halla en las etapas de huevo y pupa. (En oposición a la fase nómada.)

Fenodesviante Individuo de un tipo escaso y aberrante, debido a la segregación de combinaciones extrañas de genes individualmente comunes.

Fenómeno del querido enemigo Reconocimiento de los vecinos territoriales como individuos, con el resultado de que las interacciones agresivas se mantienen en un mínimo. Las formas más intensas de agresión se reservan para los extraños.

Fenotipo Propiedades observables de un organismo, que se han desarrollado bajo las influencias combinadas de la constitución genética de un individuo, y los efectos de los factores ambientales. (En contraste con genotipo.)

Feromona Sustancia química, usualmente una secreción glandular, que se utiliza en la comunicación dentro de la especie. Un individuo libera la materia como señal, y otro responde después de olerla o probarla.

Feromona de pista Sustancia depositada en forma de pista por un animal, y seguida por otro miembro de la misma especie.

Feromona de superficie Feromona con un espacio activo restringido tanto al cuerpo del organismo emisor, que debe realizarse un contacto directo o aproximarse a él para percibirla. Los ejemplos incluyen a los olores de la colonia de muchas especies de insectos sociales.

Feromona desencadenadora Feromona (señal química) rápidamente percibida y que causa una respuesta más o menos inmediata. (En contraste con feromona primaria.)

Feromona primaria Feromona (señal química) que actúa alterando la fisiología del organismo receptor de algún modo, causando eventualmente que éste responda de forma diferente. (En contraste con feromona liberadora.)

Feromonas de alarma Sustancia química intercambiada entre miembros de la misma especie, que induce un estado de alerta o alarma frente a una amenaza común.

Fijación En genética de poblaciones, dominio completo de un alelo, que desemboca en la completa exclusión de otro.

Filogenia Historia evolutiva de un grupo determinado de organismos; también, diagrama del «árbol familiar» que muestra qué especies (o grupos de ellas) dieron lugar a otras. (En contraste con ontogenia.)

Filopatria Tendencia de los animales a permanecer en ciertos lugares o al menos a volver a ellos para comer y descansar.

Fisiología Estudio científico de las funciones de los organismos y de los órganos individuales, tejidos y células de que están compuestos. En el sentido más amplio, la fisiología también abarca a la mayoría de la biología molecular y de la bioquímica.

Fisiología sensorial Estudio de los órganos sensoriales y de las formas en que reciben los estímulos procedentes del ambiente, transmitiéndolos al sistema nervioso.

Fisión colonial Multiplicación de colonias por partida de una o más formas reproductoras, acompañadas de grupos de obreras, del nido parental, dejando tras sí unidades comparables para perpetuar la colonia «parental». Este sistema de multiplicación de las colonias se denomina ocasionalmente hesmosis en la literatura de las hormigas, y sociotomía en la de termes. La enjambrazón de la abeja melífera puede considerarse como una forma especial de fisión colonial.

Flagelado Miembro del phylum Mastigophora; organismo unicelular que se impulsa mediante flagelos, órganos móviles parecidos a látigos.

Flotantes Individuos incapaces de reclamar un territorio, y que por tanto se ven forzados a errar por las áreas circundantes menos apropiadas.

Folívoro Animal que come hojas.

Frugívoro Animal que come frutos.

Fuerzas motrices Factores últimos que determinan la dirección y velocidad del cambio evolutivo. Hay dos tipos de fuerzas motrices; la inercia filogenética, que incluye los mecanismos genéticos y las adaptaciones previas que hacen a ciertos cambios más probables o menos; y la presión ecológica o conjunto de influencias ambientales que constituyen los agentes de la selección natural. (Véase la discusión en el capítulo 3.)

Fundación claustral de la colonia Procedimiento durante el cual las reinas de las hormigas y de otros himenópteros sociales (o parejas reales, en el caso de los termes), se encierran en celdas y crían a la primera generación de obreras con los nutrientes obtenidos en su mayor parte, o por entero, de sus propios tejidos de reserva, incluyendo grasas corporales y músculos alares reabsorbidos.

Fundación parcialmente claustral de la colonia Procedimiento durante el cual una hormiga reina funda la colonia aislándose en una cámara, pero alejándose ocasionalmente para buscar parte de su suministro alimentario.

Gameto Célula reproductora sexual madura; huevo o esperma.

Gametogénesis Series especializadas de divisiones celulares que conducen a la producción de células sexuales (gametos).

Gáster Término especial ocasionalmente aplicado al metasoma, o parte terminal principal del cuerpo por detrás de la «cintura», en hormigas y otros himenópteros.

Gemación Reproducción de organismos por crecimiento directo de un nuevo individuo, a partir del cuerpo del antiguo. También, multiplicación de colonias de insectos por fisión. (Véase fisión colonial.)

Gen Unidad básica hereditaria.

Género Grupo de especies relacionadas y similares. Los ejemplos incluyen a *Apis* (las cuatro especies de abejas melíferas), y a *Canis* (lobos, perros domésticos y parientes próximos).

Genoma Constitución genética completa de un organismo.

Genotipo Constitución genética de un organismo individual, designada ya sea refiriéndose a un solo rasgo o a un conjunto de ellos. (En contraste con fenotipo.)

Gens (plural: gentes) En el cuco *Cuculus canorus*, grupo de hembras de una población que depositan sus huevos primariamente en el nido de una sola especie huésped. Sus huevos mimetizan a los del huésped.

Ginandromorfismo Existencia de órganos sexuales tanto masculinos como femeninos, en un mismo individuo.

Glándula endocrina Cualquier glándula, como las cápsulas suprarrenales o la pituitaria de los vertebrados, que segrega hormonas dentro del cuerpo, a través de la sangre o linfa. (En oposición a glándula exocrina.)

Glándula exocrina Cualquier glándula, como las salivales, cuya secreción se vierte al exterior del cuerpo o en el tracto digestivo. Son las fuentes más comunes de feromonas, sustancias químicas usadas en la comunicación por parte de la mayoría de animales. (En oposición a glándula endocrina.)

Gónada Órgano que produce células sexuales, ya sea el ovario (gónada femenina) o el testículo (gónada masculina).

Grado Véase grado evolutivo.

Grado evolutivo Nivel evolutivo de desarrollo en una estructura determinada, proceso fisiológico o comportamiento, ocupados por una especie o grupo de ellas. El grado evolutivo es distinto de la filogenia de un grupo, que es la relación de especies por descendencia.

Grupo Cualquier conjunto de organismos, pertenecientes a la misma especie, que permanecen juntos durante un período de tiempo, mientras interactúan entre sí en un grado superior distintivo que con otros organismos conespecíficos. El término también se usa con frecuencia en un vago sentido taxonómico, para referirse a un conjunto de especies relacionadas; así pues, un género, o la división de un género, constituiría un ejemplo de «grupo» taxonómico.

Grupo de linaje Grupo de especies aliadas por descendencia común.

Grupo filético Grupo de especies relacionadas entre sí a través de un descendiente común.

Grupo filogenético Igual que grupo filético.

Hábitat Organismos y ambiente físico en un lugar determinado.

Haplodiploidía Sistema de determinación del sexo en que los machos se originan por huevos haploides (y por tanto no fertilizados), y las hembras por huevos diploides, usualmente fertilizados.

Haploide Que presenta un complemento cromosómico consistente en una copia de cada cromosoma. Las células sexuales son típicamente haploides. (En contraste con diploide.)

Harén Grupo de hembras guardadas por un macho, que evita a los demás machos su apareamiento con ellas.

Hemimetábolos Que sufren un desarrollo gradual y carecen de una separación aguda en etapas larvaria, pupal y adulta. Los termes, por ejemplo, son hemimetábolos. (En oposición a holometábolos.)

Heredabilidad Fracción de variación de un rasgo dentro de una población —o más exactamente, la fracción de su varianza, que es una medida estadística— debida a la herencia y no a las influencias ambientales. Una heredabilidad de uno significa que toda la variación es de base genética; una de cero implica que toda la variación se debe al ambiente. (Véase el capítulo 4.)

Hermafroditismo Coexistencia de órganos sexuales tanto masculinos como femeninos en el mismo individuo.

Heterozigótico Referente a organismos diploides que presentan distintos alelos de un gen dado, en la pareja de cromosomas homólogos portadores de aquel gen. (Véase cromosoma.)

Himenóptero Perteneciente al orden Hymenoptera de insectos; también, un miembro del orden, como una avispa, abeja u hormiga.

Holometábolos Que sufren una metamorfosis completa durante el desarrollo, con etapas distintas larvarias, pupales y adultas. Los Hymenoptera, por ejemplo, son holometábolos. (En oposición a hemimetábolos.)

Homeostasis Mantenimiento de un estado estacionario, especialmente fisiológico o social, por medio de una autorregulación a través de respuestas de retroalimentación.

Homeostasis social Mantenimiento de estados estacionarios a nivel de sociedad, ya sea por control del microclima del nido, o por regulación de la densidad de población, comportamiento y fisiología de todos los miembros del grupo.

Homínido Perteneciente al hombre, incluyendo al primitivo. Término derivado de la familia Hominidae, grupo taxonómico que incluye al hombre moderno y a sus predecesores inmediatos.

Homo Género del hombre verdadero, incluyendo varias formas extintas *(H. habilis, H. erectus* y *H. neanderthaliensis),* así como al hombre actual *(H. sapiens),* que son o fueron primates caracterizados por una postura completamente erecta, locomoción bípeda, dentición reducida, y sobre todo, un tamaño cerebral superior.

Homogamia Igual que apareamiento ordenado.

Homología Similitud entre dos estructuras, debida a la herencia de un ancestro común. Las estructuras se denominan homólogas. (En contraste con analogía.)

Homólogo Referente a una estructura, proceso fisiológico o comportamiento, similar a otros, debido al antecesor común; por tanto, muestran homología. En genética, homólogo es un cromosoma perteneciente a un grupo de los mismos, que presentan la misma composición genética. (Véase diploide.)

Homóptero Miembro de, o perteneciente al orden Homoptera de insectos, que incluye a los pulgones.

Homozigótico Referente a un organismo diploide que posee alelos idénticos de un gen dado, en ambos cromosomas homólogos. Un organismo puede ser homozigótico con respecto a un gen, y al mismo tiempo heterozigótico respecto a otro.

Hormiga legionaria Miembro de una especie de hormigas que muestra comportamientos tanto nómadas, como de depredación en grupo. En otras palabras, el lugar de anidamiento se cambia con frecuentes intervalos, en algunos casos de día, y las obreras buscan comida en grupos.

Hormigas guerreras Hormigas legionarias africanas pertenecientes al género *Dorylus,* y con menos frecuencia, otros miembros de la tribu Dorylini.

Hormigas segadoras Especies de hormigas que almacenan semillas en sus nidos. Muchos grupos taxonómicos han desarrollado este hábito en la evolución, de forma independiente.

Hormona Cualquier sustancia segregada por una glándula endocrina, que afecta a la actividad fisiológica de otros órganos del cuerpo; también pueden influenciar al sistema nervioso, y a través de él, al comportamiento del organismo.

Huevo trófico Huevo, usualmente de forma degenerada e inviable, que es dado como alimento a otros miembros de la colonia.

Imago Insecto adulto. En los termes, el término se aplica usualmente sólo a los reproductores primarios adultos.

Imitación Copia de un acto nuevo, o de todas formas poco probable.

Inercia filogenética Véase fuerzas motrices.

Inquilinismo Relación en que una especie socialmente parásita de insectos, pasa todo su ciclo vital en los nidos de las especies huésped. Faltan las obreras o, de hallarse presentes, son escasas y degeneradas en cuanto a comportamiento. Esta condición se denomina a veces de forma vaga «parasitismo permanente».

Insecto social En sentido estricto, un «auténtico insecto social» es el perteneciente a una especie eusocial: en otras palabras, es una hormiga, un terme o pertenece a las abejas y avispas y sociales. En sentido amplio, «insecto social» es aquel que pertenece a especies presociales o eusociales.

Instinto Comportamiento altamente estereotipado, más complejo que los simples reflejos, y usualmente dirigido hacia determinados objetos del ambiente. El aprendizaje puede estar implicado o no en el desarrollo del comportamiento instintivo; lo importante es que el comportamiento se dirige hacia un producto final estricto y predecible. (Véase la discusión en el capítulo 2.)

Intercompensación Efecto causado por el dominio de algunos factores dependientes de la densidad sobre otros, en el control de la población. Si el factor determinante, como la escasez de alimento, es eliminado, un segundo factor, como por ejemplo la enfermedad, toma su lugar. Esta compensación sigue una secuencia peculiar para cada especie.

Inversión parental Cualquier comportamiento hacia la descendencia que aumente las posibilidades de supervivencia de la misma, a costa de la capacidad de los progenitores para invertir en otra descendencia.

Invertebrados Todos los tipos de animales carentes de columna vertebral, desde los insectos y estrellas de mar. (Véase vertebrados.)

Isogamia Condición por la que las células sexuales masculina y femenina son del mismo tamaño. (En contraste con anisogamia.)

Iteroparidad Producción de descendencia por parte de un organismo y grupos sucesivos. (En contraste con semelparidad.)

Jalea real Material suministrado por las obreras a las larvas femeninas de las celdas reales, que es necesario para su transformación en reinas. La jalea real es segregada primariamente por las glándulas hipofaríngeales, y está compuesta por una rica mezcla de nutrientes, muchos de los cuales poseen una estructura química compleja.

Jerarquía En general, sistema de dos o más niveles de unidades, controlando los niveles superiores al menos en cierta medida, las actividades de los inferiores, para integrar al grupo como un todo. En los sistemas de dominación dentro de sociedades, una jerarquía es la secuencia de individuos dominantes y dominados.

Jerarquía de dominación Dominio físico de algunos miembros de un grupo por parte de otros, según modelos relativamente ordenados y duraderos. Excepto los individuos de rangos superior e inferior, un miembro dado domina a uno o más de sus compañeros, siendo dominado a su vez por uno o más de los otros. La jerarquía es iniciada y mantenida por un comportamiento hostil, aunque a veces sea de naturaleza sutil e indirecta. (Véase la discusión en el capítulo 13.)

K Símbolo para la capacidad de transporte del ambiente.

Labilidad En este libro el término se utiliza con referencia a la labilidad evolutiva: facilidad y velocidad con que evolucionan categorías particulares de los rasgos. Así pues, el comportamiento territorial es de común altamente lábil, mientras que el comportamiento materno, mucho menos.

Labio Parte más inferior del segmento bucal que muestran los insectos, localizada justamente por debajo de las mandíbulas y las maxilas. En zoología en general, cualquier labio o estructura parecida.

Langur Simio asiático perteneciente al género *Presbytis*.

Larva Estadio inmaduro radicalmente diferente en cuanto a forma del adulto; característico de muchos invertebrados acuáticos y marinos, así como de los insectos holometábolos, incluyendo a los himenópteros. En los termes, la palabra se usa en un sentido especial para designar a un individuo inmaduro, sin ninguna muestra externa de restos alares o de características de soldado.

Lastre genético Pérdida media de eficacia biológica en una población, debida a la presencia de individuos menos eficaces que los otros.

Lestobiosis Relación en que las colonias de especies pequeñas de insectos anidan en las paredes de especies mayores, entrando en las cámaras para depredar a la prole o robar las reservas alimentarias.

Liderazgo En el sentido amplio usado en Sociobiología, significa sólo el papel de dirección de los otros miembros de la sociedad, cuando el grupo avanza de un lugar a otro.

Locus Localización de un gen dentro de un cromosoma.

Lugar de apareamiento y cortejo Área usada con insistencia para las ostentaciones comunales del cortejo.

Macaco Cualquier simio perteneciente al género *Macaca*, como el rhesus *(Macaca mulatta)*.

Madurez Desarrollo automático de una forma de comportamiento que se hace cada vez más complejo y preciso, a medida que el animal madura. A diferencia del aprendizaje, la madurez no necesita de la experiencia.

Mamalogía Estudio científico de los mamíferos.

Mamífero Cualquier animal de la clase Mammalia, caracterizado por la producción de leche por parte de la hembra, a partir de las glándulas mamarias, y de la posesión de vello para cubrir el cuerpo.

Marsupial Mamífero perteneciente a la subclase Metatheria; la mayoría de ellos, como zarigüeyas y canguros, presentan una bolsa (el marsupio), que contiene las glándulas mamarias y el refugio para los jóvenes.

Materia papirácea En Entomología, fibras vegetales trituradas usadas por muchos tipos de hormigas, avispas y otros insectos, para construir nidos.

Matrifocal Perteneciente a una sociedad en que la mayoría de las actividades y relaciones personales se centran en las madres.

Matrilineal Que pasa de la madre a la descendencia, como por ejemplo el acceso a un territorio o a un status, dentro de un sistema de dominación.

Media Promedio numérico.

Meiosis Procesos celulares que conducen a la formación de células sexuales (gametos). En particular, una célula diploide se divide dos veces para formar cuatro células hijas; pero los cromosomas se replican sólo una vez, por lo que los cuatro productos son haploides (con un solo complemento cromosómico en cada uno.)

Melaza Fluido rico en azúcares derivado de la savia floemática de las plantas, pasando como excremento por los tubos digestivos de los áfidos y otros insectos chupadores. Es el principal alimento de muchos tipos de hormigas.

Melitófilo Organismo que debe pasar al menos parte de su ciclo vital con las colonias de abejas.

Melitología Estudio científico de las abejas.

Mesosoma División media de las tres principales del cuerpo de los insectos. En la mayoría de ellos es el equivalente estricto al tórax, pero en los himenópteros superiores incluye al propódeo, primer segmento abdominal fundido con el tórax.

Metacomunicación Comunicación sobre comunicación. Una señal metacomunicativa imparte información sobre cómo deben interpretarse otras señales. Así, una señal de invitación al juego indica que las próximas ostentaciones de amenaza deben tomarse como un juego, y no como una hostilidad seria.

Metapoblación Conjunto de poblaciones de organismos pertenecientes a la misma especie, y que existen al mismo tiempo; por definición, cada población ocupa un área diferente.

Metasoma Parte posterior de las tres principales en que se divide el cuerpo de un insecto. En la mayoría de grupos de insectos, es el estricto equivalente del abdomen. En los himenópteros superiores se compone sólo de algunos segmentos abdominales, pues el primero de ellos (el «propódeo») está fundido con el tórax, formando parte del mesosoma.

Metazoo Referente a cualquiera o todos los animales pluricelulares, con excepción de las esponjas.

Microevolución Pequeña cantidad de cambio evolutivo, consistente en alteraciones menores de las proporciones génicas, estructuras cromosómica o número de cromosomas. (Una proporción mayor de cambio se llamaría macroevolución, o simplemente evolución.)

Mínima En hormigas, obrera minor.

Mirmecófilo Organismo que debe pasar al menos parte de su ciclo vital con colonias de hormigas.

Mirmecófitos Plantas superiores que viven con una relación mutualista obligada con las hormigas.

Mirmecología Estudio científico de las hormigas.

Monogamia Condición por la que un macho y una hembra se unen para criar al menos una sola descendencia.

Monoginia En los animales en general, tendencia de cada macho a aparearse con una sola hembra. En los insectos sociales, el término también significa la existencia de una sola reina funcional en la colonia. (En oposición a poliginia.)

Monomorfismo En entomología, existencia dentro de una especie de insectos o de una colonia, de una sola subcasta de obreras. (En oposición a polimorfismo.)

Morfogénesis Perteneciente al desarrollo de estructuras anatómicas durante el crecimiento de un organismo.

Movimiento intencionado Movimientos preparatorios que ejecuta un animal antes de una respuesta completa de comportamiento; por ejemplo, el agazapamiento antes del salto, el gruñido antes del mordisco, etc.

Muda Desprendimiento de la piel externa o exoesqueleto, en el proceso de crecimiento de un insecto o de otro artrópodo. También la piel sola. La palabra se usa además como verbo intransitivo, para designar la representación del comportamiento.

Mutación En sentido amplio, cualquier cambio discontinuo en la constitución genética de un organismo. En sentido estricto, la palabra se refiere usualmente a la «mutación puntual», o cambio en una parte muy reducida de la secuencia de ácido nucleico.

Mutación puntual Mutación resultante de una alteración reducida y localizada en la estructura química del gen.

Mutualismo Simbiosis en que ambas especies se benefician de la asociación. (En contraste con comensalismo y parasitismo.)

Nasus Órgano parecido a una nariz que poseen los soldados de algunas especies de la subfamilia de termes Nasutitermitinae. El nasus se usa para lanzar fluidos pegajosos o ponzoñosos hacia los intrusos.

Necroforesis Transportes de los miembros muertos de la colonia lejos del nido. Es un comportamiento muy desarrollado y estereotipado en las hormigas.

Neoténico Termes reproductor suplementario. Se usa como nombre o como adjetivo (por ejemplo, reproductor neoténico.)

Neurofisiología Estudio científico del sistema nervioso, especialmente de los procesos fisiológicos mediante los que funciona.

Nicho Distribución de cada variable ambiental, como temperatura, humedad y objetivos alimentarios, dentro de las cuales una especie puede vivir y reproducirse. El nicho preferido es aquel en que la especie vive mejor, y el observado es en el que realmente llega a vivir en un ambiente determinado.

Nicho observado Véase nicho.

Nicho preferido Véase nicho.

Nido compuesto Nido que contiene colonias de dos o más especies de insectos sociales, hasta el punto de que las galerías del nido discurren juntas, y los adultos a veces se entremezclan, pero las proles de las especies se mantienen separadas. (Véase nido mixto.)

Nido mixto Nido conteniendo colonias de dos o más especies de insectos sociales, en el que se mezclan tanto los adultos como la prole. (Véase nido compuesto.)

Ninfa En entomología general, estado joven de cualquier tipo de especie de insectos con desarrollo hemimetábolo. En los termes, el término se usa en un sentido algo más estricto, para designar a los individuos inmaduros que poseen esbozos alares externos y gónadas desarrolladas, y que son capaces de convertirse en reproductores funcionales en mudas sucesivas.

Nivel trófico Posición de una especie en la cadena trófica, determinada por las especies que consume y las que la consumen.

Nomadismo Movimientos relativamente frecuentes por parte de una sociedad entera, de un lugar de anidamiento a otro, o de una a otra distribución hogareña.

Nomograma Gráfico cuyas líneas siguen dos escalas (por ejemplo, las escalas de temperatura Celsius y Fahrenheit) punto por punto.

Número efectivo de la población Número de individuos de una población ideal que se reproduzca al azar, con una proporción sexual de 1/1, que tendría la misma tasa de disminución de la heterozigosis que la población real considerada.

Obrera Miembro de la casta no reproductora y trabajadora en las especies de insectos semisociales y eusociales. La existencia de una casta de obreras presupone también la de castas reproductoras (reales). En termes, el término se usa en un sentido más estricto para designar a los individuos de la familia Termitidae que carecen por completo de alas, y ven reducidos sus pterotórax, ojos y aparatos genitales.

Obrera major Miembro de la subcasta mayor de las obreras, especialmente en las hormigas. En ellas, la subcasta se especializa por lo común en la defensa, por lo que un adulto perteneciente a ella se denomina a menudo soldado. (Véase obrera media y obrera minor.)

Obrera media En hormigas polimórficas, series que involucran tres o más subcastas de obreras, individuos pertenecientes a la subcasta de tamaño medio. (Véase obreras minor y major.)

Obrera minor Miembro de la subcasta más pequeña de obreras, especialmente en hormigas. Es lo mismo que mínima. (Véase obrera media y obrera major.)

Obreras recentales En colonias de insectos sociales, obreras adultas que acaban de emerger, y cuyos exoesqueletos aún son relativamente blandos y débilmente pigmentados.

Omnívoro Animal que come sustancias tanto animales como vegetales.

Ontogenia Desarrollo de un solo organismo a través de su historia natural. (En contraste con filogenia.)

Oligoginia Presencia de una sola colonia de insectos sociales de dos hasta varias reinas funcionales. Es un caso especial de poliginia.

Olor colonial Olor de los cuerpos de insectos sociales, peculiar a una colonia dada. Captando el olor colonial de otro miembro de la misma especie, un insecto es capaz de determinar si se trata de un compañero de nido. (Véase olor nidal y de especie.)

Olor de especie Olor encontrado en los cuerpos de los insectos sociales y que es peculiar a una especie dada. Es posible que el olor de la especie sea meramente el componente menos distintivo de una mezcla mayor que comprenda al olor de la colonia.

Olor nidal Olor distintivo del nido, por el que sus habitantes son capaces de distinguirlos de los pertenecientes a otras sociedades, o al menos del ambiente circundante. En algunos casos, los animales, como abejas y algunas hormigas, pueden orientarse hacia el nido por medio del olor. Es posible que el olor nidal sea el mismo que el de la colonia en algunos casos. El olor nidal de las abejas melíferas se llama a menudo aura de la colmena u olor de la misma.

Orden En taxonomía, la categoría inferior a la clase y superior a la familia, o grupo de familias similares y relacionadas. Los ejemplos de órdenes incluyen a los Hymenoptera, con las avispas, hormigas y abejas; y a los Primates, que incluye monos, antropoides, hombre y a otros primates.

Orden de dominación Igual que jerarquía de dominación.

Orden de picoteo Término aplicado a veces al orden de dominación, especialmente en aves.

Organismo Cualquier criatura viviente.

Ornitología Estudio científico de las aves.

Ostentación Forma de conducta que se ha modificado en el curso de la evolución para proporcionar información. Una ostentación es un tipo especial de señal, que a su vez se define ampliamente como *cualquier* comportamiento que proporcione información, independiente de que pueda servir para otras funciones.

Ostentación de distracción Es el realizado por un progenitor que aparta la atención de un depredador de su prole.

Ostentación epideíctica Al menos en teoría, ostentación por la que los miembros de una población revelan su presencia y permiten que los otros aprecien la densidad de población. Forma extrema del «comportamiento convencional» postulado por V. C. Wynne-Edwards.

Ovariolo Uno de los oviductos que juntos, forman el ovario de los insectos hembra.

Palpación Contacto con los palpos labiales o maxilares. El movimiento puede servir como prueba sensorial o como señal táctil hacia otro insecto.

Panal (de celdas o capullos) Capa de celdas de crianza o capullos, agrupados según una distribución regular. Los panales son un rasgo característico de los nidos de muchas especies de avispas y abejas sociales.

Panmíctico Referente a una población que se aparea totalmente al azar; las poblaciones panmícticas se llaman a menudo demes.

Papel Modelo de comportamiento desplegado por ciertos miembros de una sociedad, que afecta a los otros miembros. (Véase la discusión en el capítulo 14.)

Papel directo Comportamiento o conjunto de ellos ostentados por un subgrupo de una sociedad, que beneficia a los demás subgrupos, y por tanto, a toda la sociedad. (En contraste con papel indirecto; véase la discusión en el capítulo 14.)

Papel indirecto Comportamiento o conjunto de ellos que beneficia sólo a los subgrupos que lo muestran, siendo neutro e incluso destructivo para los otros subgrupos de la sociedad. (En oposición a papel indirecto; véase la discusión en el capítulo 14.)

Parabiosis Utilización del mismo nido, y a veces incluso de las mismas pistas olorosas, por parte de colonias de distintas especies de hormigas, que no obstante mantienen separadas a sus proles.

Parámetro En terminología estrictamente matemática, parámetro es una cantidad que puede mantenerse constante en un modelo, mientras otras son variadas para estudiar sus relaciones, pero que cambian de valor en otras versiones particulares del mismo modelo. Así pues, r, la tasa de aumento de la población, es un parámetro que puede mantenerse constante en un valor determinado, cuando varía N (número de organismos) y t (tiempo), pero cambia hasta un nuevo valor en otras ver-

siones del mismo modelo de crecimiento de la población. El término parámetro también es usado con vaguedad, para designar cualquier propiedad variable que ejerza un efecto sobre un sistema.

Parasitismo Simbiosis en que los miembros de una especie viven a expensas de los miembros de otra, usualmente sin llegar a ocasionar su muerte.

Parasitismo de crianza En aves, inserción de huevos de una especie (como el cuco europeo) en el nido de otra, resultando que el huésped cría a la prole del parásito como si fuera propia.

Parasitismo de nido Relación, hallada en algunos termes, por la que las colonias de una especie viven en las paredes de los nidos de otra, o especie huésped, alimentándose directamente de los materiales papiráceos con que están construidos.

Parasitismo social Coexistencia de dos especies de animales, de las que una depende parasíticamente de las sociedades de la otra.

Parasitismo social temporal En insectos sociales, parasitismo en el que la reina de una especie entra en un nido extraño, por lo común perteneciente a otra especie, mata o esteriliza a la reina residente, y toma su lugar. La población de la colonia llega a estar cada vez más dominada por la descendencia del parásito, a medida que las obreras huésped mueren por causas naturales.

Parasitismo trófico Intrusión de una especie en el sistema social de otra, por ejemplo, mediante la utilización de un sistema de pistas, para robar comida.

Parasocial Véase presocial.

Parentesco Posesión de un antepasado común en un pasado no muy lejano. El parentesco se mide. precisamente por el coeficiente de parentesco y el de relación.

Partenogénesis Producción de un organismo a partir de un huevo no fertilizado.

Patrimonio genético Todos los genes —y por tanto, material hereditario— de una población.

Patrullar Acto de investigar el interior del nido. Las abejas melíferas obreras son especialmente activas en esta actividad, prestas a responder con rapidez a contingencias surgidas en el nido.

Pedicelo La «cintura» de la hormiga. Está constituido o por un segmento (el peciolo), o por dos (peciolo más postpeciolo.)

Perisodáctilo Cualquier animal perteneciente al orden Perissodactyla, y por tanto, un ungulado con un número impar de dedos en sus pezuñas, como los tapires y rinocerontes. (En contraste con artiodáctilo.)

Permeabilidad Grado de apertura de una sociedad hacia nuevos miembros.

Phylum En taxonomía, categoría de alto nivel entre el reino y la clase; grupo de clases similares y relacionadas. Los ejemplos incluyen a los Arthropoda, o a todos los crustáceos, arácnidos, insectos y formas relacionadas; y a los Chordata, con vertebrados, tunicados y formas relacionadas.

Pista olorosa Traza química depositada por un individuo, y que es seguida por otro. El material oloroso es denominado feromona de pista o sustancia del mismo.

Placenta Órgano que se halla en la mayoría de mamíferos y proporciona nutrición al feto así como la eliminación de sus sustancias de desecho. Está formada por la unión de membranas del feto y de la madre.

Placentarios Mamíferos pertenecientes a la subclase Eutheria, grupo caracterizado por la presencia de una placenta en la hembra, y que contiene a la gran mayoría de especies vivientes de mamíferos. (En contraste con marsupial.)

Plasmodio Etapa del ciclo vital en los mohos del limo verdaderos (Myxomycetales), en que una masa de tejido conteniendo múltiples núcleos, pero sin divisiones celulares, crece y se extiende por división nuclear y aumento del citoplasma. (En oposición seudoplasmodio.)

Pleiotropismo Control de más de una característica fenotípica, como por ejemplo color de ojos, comportamiento de cortejo o tamaño, por el mismo gen o conjunto de ellos.

Plesiobiosis Gran proximidad de dos o más nidos, acompañada por una comunicación escasa o indirecta entre las colonias que los habitan.

Población Conjunto de organismos pertenecientes a la misma especie, que ocupan al mismo tiempo un espacio claramente delimitado. Un grupo de poblaciones de la misma especie, cada una de las cuales y por definición ocupa un área diferente, se denomina a veces metapoblación.

Poliandria Adquisición por parte de una hembra de más de un macho como parejas. En el sentido zoológico más estricto, significa usualmente que los machos también cooperan con la hembra en la crianza de los jóvenes.

Polidómico Perteneciente a colonias únicas que ocupan más de un nido.

Polietismo División del trabajo entre los miembros de una sociedad. En los insectos sociales, puede realizarse una distinción entre el polietismo de casta, en que las castas morfológicas se especializan para servir diversas funciones, y el polietismo de edad, en que el mismo individuo atraviesa diferentes formas de especialización a medida que envejece. Estos dos tipos de castas se denominan, respectivamente, castas físicas y temporales.

Polietismo de edad Cambio regular de los papeles laborales por parte de los miembros de una sociedad, a medida que envejecen.

Polietismo temporal Igual que polietismo de edad.

Poligamia Adquisición, como parte del ciclo vital normal, de más de una pareja. Poliginia: más de una hembra para un macho. Poliandria: más de un macho para una hembra. En el sentido zoológico más estricto, la poligamia usualmente implica también una relación en que los compañeros cooperan en la crianza de la prole.

Poligenes Genes que afectan al mismo rasgo, pero localizados en dos o más loci cromosómicos.

Poliginia Generalmente en animales, es la tendencia de cada macho a aparearse con dos o más hembras. En sentido estricto, el macho también coopera en cierta medida en la crianza de los jóvenes. En insectos sociales, el término también significa la coexistencia en la misma colonia de dos o más hembras ovipositoras. Cuando varias reinas fundan juntas una colonia, se denomina poliginia primaria. Cuando se unen reinas suplementarias después de la fundación de la colonia, nos referimos a poliginia secundaria. La coexistencia de sólo dos o varias reinas se llama a veces oligoginia. (En oposición a monoginia.)

Polimorfismo En insectos sociales, coexistencia de dos o más castas funcionalmente distintas dentro del mismo sexo. En hormigas es posible una definición algo más precisa, como la incidencia de un crecimiento relativo no isométrico que se da sobre una gama suficiente de variación de tamaño, dentro de una colonia normal madura, para producir

individuos de proporciones distintas en los extremos de la gama de tamaños. En genética, polimorfismo es el mantenimiento de dos o más formas de gen en el mismo locus, a frecuencias más elevadas de lo que cabría esperar sólo por mutación y migración.

Póngido Cualquier simio antropoide distinto del gibón o del siamang. Los mayores antropomorfos vivientes (chimpancé, gorila y orangután), conjuntamente con ciertas formas fósiles, constituyen la familia Pongidae.

Postadaptación Adaptación en sentido estricto, significando que un cambio evolutivo en algún rasgo se ha producido en respuesta a una determinada presión de selección a partir del ambiente, sin precederla accidentalmente. (En contraste con preadaptación.)

Preadaptación Cualquier estructura anatómica previamente existente, proceso fisiológico o forma de comportamiento, que hacen más probables nuevas formas de adaptación evolutiva. (En contraste con adaptación y postadaptación.)

Precoz Referente a animales jóvenes que son capaces de moverse y buscar comida a edad muy temprana; especialmente aves. (En contraste con altricial.)

Presión de mutación Evolución (cambio de frecuencias génicas) debida sólo a distintas tasas de mutación.

Presión de selección Cualquier rasgo del ambiente que desemboca en selección natural; por ejemplo, la escasez de alimento, la actividad de un predador o la competencia de otros miembros del mismo sexo por una pareja, pueden causar el que los individuos de diferentes tipos genéticos sobrevivan a diferentes edades promedio, reproducirse en proporciones distintas o ambas cosas.

Presión ecológica Véase fuerzas motrices.

Presocial Especialmente en insectos, se aplica a la condición, o al grupo que la posee, según la cual los individuos despliegan cierto grado de comportamiento social reducido o eusocialismo. Las especies presociales son subsociales, como el cuidado parental de las propias ninfas o larvas, o parasociales, como dos de los tres rasgos siguientes: cooperación en el cuidado de los jóvenes, división reproductiva del trabajo y solapamiento de generaciones de estadios vitales que contribuyen al trabajo de la colonia.

Presupuesto tiempo-energía Cantidades de tiempo y energía destinadas por los animales a diversas actividades.

Primate Cualquier miembro del orden Primates, como lémur, mono, antropoide u hombre.

Primitivo Referente a un rasgo que apareció primero en la evolución y que originó luego otros más «avanzados». Los rasgos primitivos son a menudo, pero no siempre, menos complejos que los avanzados.

Prole Animales jóvenes a los que cuidan los adultos. En insectos sociales en particular, miembros inmaduros de la colonia en conjunto, incluyendo huevos, ninfas, larvas y pupas. En sentido estricto, huevos y pupas no son miembros de la sociedad, no obstante referirnos a ellos como parte de la prole.

Prosimio Cualquier primate, como un lémur o un tarsero, perteneciente al primitivo suborden Prosimii.

Proteasa Enzima que cataliza la digestión de las proteínas.

Protisto Referente al reino Protista, que abarca la mayor parte de lo que solía incluirse en el phylum antiguo Protozoa, incluyendo flagelados, amebas, ciliados y algunos otros organismos unicelulares.

Protozoa Grupo de organismos de una sola célula clasificado por algunos zoólogos como un solo phylum; incluye a flagelados, amebas y ciliados.

Puesta Número de huevos producidos por una hembra en una sola vez.

Pupa Estado inactivo de desarrollo en los insectos holometábolos (incluyendo a Hymenoptera), durante el que se completa el desarrollo hasta la forma final adulta.

Pupación Cambio de los insectos de larva a pupa.

r Símbolo usado para designar la tasa intrínseca de incremento de una población, o el grado de relación entre dos individuos.

Radiación adaptativa Proceso evolutivo en que las especies se multiplican, divergen hacia nichos ecológicos distintos (por ejemplo, especies que depredan distintos tipos de presas, que ocupan hábitats diferentes, etc.), y llegan a ocupar las mismas áreas, o al menos otras que se imbrican.

Ramapithecus Pequeño primate que vivió en el Viejo Mundo, hace aproximadamente 15 millones de años: sus características dentales lo convierten en un probable candidato a los antepasados directos de los hombres-simio *(Australopithecus)*, que a su vez dieron origen al auténtico hombre *(Homo)*.

Raza Véase subespecie.

Raza geográfica Véase subespecie.

Recesivo En genética, referente a un alelo cuyo fenotipo es suprimido al darse en combinación con un alelo dominante.

Reclutamiento Forma especial de asamblea, por la que los miembros de una sociedad se dirigen hacia algún punto espacial donde se necesita su trabajo.

Recombinación Repetida formación de nuevas combinaciones de genes, a través de los procesos de meiosis y fertilización, que se da en el ciclo sexual típico de la mayoría de organismos.

Red alimentaria Todo el conjunto de lazos alimentarios entre especies de una comunidad, diagrama que indica cuáles son los consumidores y los devorados.

Regla de Emery Las especies de parásitos sociales son muy similares a las especies huésped, y presumiblemente muy relacionadas con ellas desde un punto de vista filogenético. (Sugerida en primer lugar por Carlo Emery.)

Reina Miembro de la casta reproductora en las especies de insectos semisociales o eusociales. La existencia de una casta regia presupone la de una obrera, en alguna etapa del ciclo vital de la colonia. Las reinas pueden diferenciarse morfológicamente o no de las obreras.

Reino Referente a una colonia, especialmente a una de abejas melíferas, que contiene a una reina funcional.

Rencor En la estricta terminología de la biología evolutiva, comportamiento que disminuye la eficacia biológica tanto de quien lo ejecuta, como del individuo a quien se dirige.

Rendimiento óptimo Tasa mayor de incremento que una población puede mantener en un ambiente dado. Teóricamente, existe un tamaño particular, menor que la capacidad de transporte, en el que se produce este rendimiento.

Repleto Hormiga individual cuyo buche está distendido con alimento líquido, hasta el punto de que los segmentos abdominales se separan, y las membranas intersegmentales se unen. Por lo común, sirven como reservorios vivientes, regurgitando alimento según la demanda de sus compañeras de nido.

Reproducción asexual Cualquier forma de reproducción que no comporte la fusión real de células sexuales (singamia), como la gemación y la partenogénesis.

Reproductor primario En los termes, tipo de macho o hembra fundadores de la colonia, derivados del adulto alado.

Reproductor suplementario Terme reina o macho que se erige en reproductor funcional después de la retirada del reproductor primario del mismo sexo. Los reproductores suplementarios son de forma adultoide, ninfoide o de obrera.

Rey En Sociobiología, el macho que acompaña a la reina (hembra ovipositora), en las colonias de termes, y la insemina de vez en cuando.

Ritmo circadiano Ritmo de comportamiento, metabolismo o alguna otra actividad, que se repite cada 24 horas. (El prefijo circa, se refiere a la falta de precisión en el ritmo.)

Ritualización Modificación evolutiva de una forma de comportamiento que lo convierte en una señal usada en la comunicación, o que al menos mejora su eficacia como señal.

Selección contrarrestante La actuación de la selección presiona sobre dos o más niveles de organización, por ejemplo, sobre el individuo, la familia y la población, de forma que ciertos genes se ven favorecidos a un nivel, pero perjudicados en otro. (En contraste con selección reforzante.)

Selección de grupo Selección que opera en dos o más miembros de un grupo de linaje como una unidad. Definida ampliamente, la selección de grupo incluye tanto a la selección familiar como a la interdémica.

Selección de K Selección favorecedora de la superioridad en ambientes estables y predecibles, en que no importa el rápido crecimiento de la población. (En contraste con selección de r.)

Selección de r Selección favorecedora de las tasas rápidas de incremento de la población, especialmente prominente en especies adaptadas a la colonización de ambientes de vida corta, o que sufren grandes fluctuaciones en el tamaño de la población. (En contraste con la selección de K.)

Selección dinámica Igual que selección direccional.

Selección direccional Selección que opera contra un extremo de la gama de variación, y que por tanto tiende a modificar a toda la población hacia el extremo opuesto. (En contraste con selección disruptiva y estabilizadora.)

Selección disruptiva Selección que opera en contra de la media de la gama de variación, y que por tanto tiende a escindir a las poblaciones. (En contraste con selección direccional y estabilizadora.)

Selección epigámica Véase selección sexual.

Selección estabilizadora Selección que actúa en contra de los extremos de variación en una población, y que por tanto tiende a estabilizar a la población alrededor de la media. (En contraste con selección direccional y disruptiva.)

Selección familiar Selección de genes debida a uno o más individuos, favoreciendo o perjudicando la supervivencia y reproducción de parientes (dostontos de la descendencia), que poseen los mismos genes por descendencia común. Una de las formas extremas de selección de grupo. (En contraste con selección interdémica.)

Selección interdémica Selección de poblaciones enteras que se reproducen (demes) como una unidad básica. Una de las formas extremas de la selección de grupo, que debe contrastarse con la selección familiar.

Selección intrasexual Véase selección sexual.

Selección migrante Selección basada en las distintas capacidades de los individuos de constitución genética diferente para migrar. Por ejemplo, si nuevas poblaciones son fundadas con más consistencia por individuos con el gen *A*, en oposición a las que muestran el *a*, el gen *A* se considera favorecido por la selección migrante.

Selección natural Distinta contribución de la descendencia a la próxima generación, por parte de individuos de tipos genéticos distintos, pero pertenecientes a la misma población. Éste es el mecanismo básico propuesto por Charles Darwin, y en la actualidad se considera de forma general como la fuerza principal que guía la evolución. (Véase la discusión en el capítulo 4.)

Selección reforzante Actuación de las presiones de selección en dos o más niveles de organización, por ejemplo, individual, familiar y de población, de forma que ciertos genes se vean favorecidos a todos los niveles y se acelere su expansión por la población.

Selección sexual Distinta capacidad de los individuos pertenecientes a tipos genéticos diferentes a adquirir parejas. La selección sexual está formada por la epigámica, basada en las elecciones efectuadas entre machos y hembras, y la intrasexual, basada en la competencia entre miembros del mismo sexo.

Sematectónico Relativo a la comunicación por medio de objetos constituidos. Los ejemplos incluyen a las pirámides de arena en los cangrejos fantasma machos, y diversas partes de las estructuras nidales en los insectos sociales.

Semelparidad Producción de descendencia por parte de un organismo en un grupo, y todos al mismo tiempo. (En contraste con iteroparidad.)

Semiótica Estudio científico de la comunicación.

Semisocial En insectos sociales, se aplica a la condición, o al grupo que la presenta, por la que los miembros de la misma generación cooperan en el cuidado de descendencia, existiendo también una división reproductiva del trabajo, por ejemplo, algunos individuos son ovipositores primarios y otros obreras primarias.

Señal En sociobiología, cualquier comportamiento que proporcione información de un individuo a otro, independientemente de que pueda servir para otras funciones también. Una señal especialmente modificada en el curso de la evolución para proporcionar información, se denomina ostentación.

Señal análoga Lo mismo que señal graduada.

Señal compuesta Señal formada por dos o más señales simples.

Señal discreta Señal utilizada en la comunicación que se da o no, sin grados intermedios significativos. (En contraste con señal graduada.)

Señal graduada Señal que varía de intensidad o frecuencia, o ambas cosas, transmitiendo información cuantitativa sobre variables como el humor del emisor, distancia al objetivo, etc.

Séquito Grupo de obreras de una colonia de insectos que rodean a la reina, especialmente en las abejas melíferas; la composición del séquito cambia constantemente. También se conoce como corte.

Seudoplasmodio Organismo móvil y en forma de barra, formado por la agregación de las amebas de los mohos celulares del limo.

Simbionte Organismo que vive en simbiosis con otra especie.

Simbiosis Relación de dependencia, íntima y relativamente dilatada de los miembros de una especie con los de otra. Los tres tipos principales de simbiosis son el comensalismo, mutualismo y parasitismo.

Simpátrida Referente a poblaciones, y especies en particular, cuyas áreas geográficas se solapan, al menos parcialmente. (En contraste con alopátrida.)

Sinfílico Simbionte, en particular un insecto solitario u otro tipo de artrópodo, que es aceptado en cierta medida por una colonia de insectos, comunicándose con ella amigablemente. La mayoría de simbiontes sinfílicos son lamidos, alimentados o transportados a las cámaras de reproducción de los huéspedes, o tratados según una combinación de estas acciones.

Singamia Paso final de la fertilización, en que los núcleos de las células sexuales se encuentran y fusionan.

Sistema alarma-defensa Comportamiento defensivo que también funciona como un mecanismo señalizador de la alarma, dentro de una colonia. Los ejemplos incluyen el uso por parte de ciertas especies de hormigas, de secreciones químicas defensivas que se duplican como feromonas de alarma.

Sistema alarma-reclutamiento Sistema de comunicación que convoca a otros en algún lugar determinado para ayudar en la defensa de la sociedad. Un ejemplo es el sistema de pista olorosa de los termes inferiores, utilizado para atraer miembros de la colonia hacia las proximidades de los intrusos o roturas en la pared del nido.

Sistema de dominación Igual que jerarquía de dominación.

Sistema nervioso central Abreviado a menudo como SNC, aquella parte del sistema nervioso condensada y centralmente localizada; por ejemplo, el cerebro y medula espinal de los vertebrados, y los ganglios cerebrales y la cadena de ganglios de los insectos.

Sociabilidad Propiedades combinadas y procesos de existencia social.

Socialización Modificación total del comportamiento de un individuo, debido a su interacción con otros miembros de la sociedad, incluidos sus progenitores.

Sociedad Grupo de individuos pertenecientes a la misma especie y organizados de forma cooperativa. El criterio de diagnóstico es la comunicación recíproca de naturaleza cooperativa, extendiéndose más allá de una mera actividad sexual. (Véase una discusión más extensa en el capítulo 2.)

Sociedad (o grupo) casual Grupo temporal formado por individuos dentro de una sociedad. Es inestable y abierta hacia otros nuevos miembros, perdiendo a los antiguos en proporción elevada. Los ejemplos incluyen a los grupos de alimentación de los monos dentro de una tropa, y a los grupos de jóvenes que juegan. (En contraste con sociedad demográfica.)

Sociedad de insectos En sentido estricto, colonia de insectos eusociales (hormigas, termes, avispas eusociales o abejas sociales). En el sentido amplio adoptado en este libro, cualquier grupo de insectos presociales o eusociales.

Sociedad demográfica Sociedad que es bastante estable a través del tiempo, debiéndose normalmente a esto el que sea relativamente cerrada para los recién llegados, significando los procesos demográficos de muerte y natalidad un importante papel en su composición. (En contraste con grupo casual.)

Sociobiología Estudio sistemático de las bases biológicas de todo comportamiento social. (Véase la discusión en el capítulo 1.)

Socioclina Serie de organizaciones sociales diferentes observadas entre especies relacionadas, e interpretadas como representación de etapas en una tendencia evolutiva.

Sociograma Descripción total, en forma de catálogo, de todos los comportamientos sociales de una especie.

Sociología Estudio de las sociedades humanas.

Sociotomía Igual que fisión colonial.

Soldado Miembro de una subcasta de obreras especializadas en la defensa de la colonia.

Soldado nasuto Terme soldado que posee nasus.

Subespecie Subdivisión de una especie. Usualmente se define de forma estricta como raza geográfica: población o serie de ellas que ocupa un área discreta, y difiere genéticamente de otras razas geográficas de la misma especie.

Subsocial En el estudio de los insectos sociales, aplícase a la condición, o grupo que la muestra, por la cual los adultos cuidan de sus ninfas o larvas durante cierto período de tiempo. (Véase presocial.)

Superfamilia En taxonomía, categoría entre la familia y el orden; así pues, un orden está formado por el conjunto de una o más superfamilias. Los ejemplos de superfamilias incluyen a Apoidea, o todas las abejas, y a Formicoidea, o a todas las hormigas.

Superorganismo Cualquier sociedad, como la colonia de un insecto eusocial, que posee rasgos de organización análogos a las propiedades fisiológicas de un solo organismo. La colonia de insectos, por ejemplo, se divide en castas reproductoras (análoga a las gónadas), y en castas de obreras (análogas a los tejidos somáticos); puede intercambiar nutrientes por trofalaxia (análoga al sistema circulatorio), etc.

Sustancia de pista Igual que feromona de pista.

Sustancia regia Originalmente, conjunto de feromonas por las que las reinas de las abejas melíferas atraen continuamente a las obreras, y controlan sus actividades reproductivas. El término se usa comúnmente en un sentido más estricto, para designar al ácido *trans*-9-queto-2-decenoico, el componente más poderoso de la mezcla de feromonas. Pero también podría definirse más ampliamente, en línea con la concepción original de cualquier feromona o conjunto de ellas, usadas por la reina para controlar el comportamiento reproductor de las obreras, o de las otras reinas.

Tactismo Movimiento de un organismo en una dirección fija, con referencia a un solo estímulo. Así pues, el fototactismo es el movimiento hacia la luz o contra ella, el geotactismo es un movimiento hacia arriba o abajo en respuesta a la gravedad, etc.

Tasa intrínseca de incremento Simbolizada por *r*, fracción según la que una población crece en cada momento.

Tasa neta de reproducción Simbolizada por R_0, es el número medio de descendientes femeninos producidos por cada hembra, durante toda su vida.

Tasa sexual Tasa de machos y hembras (por ejemplo, 3 machos/1 hembra) en una población, sociedad, familia o cualquier otro grupo elegido por conveniencia.

Taxón Cualquier grupo de organismos que represente una determinada unidad de clasificación, como todos los miembros de una subespecie dada, o de una especie, o de un género, etc. Así pues, *Homo sapiens*, la especie a que pertenece el hombre, es un taxón: también lo es el orden Primates, que abarca a todas las especies de monos, antropomorfos, el hombre y otros tipos de primates.

Taxonomía Ciencia de la clasificación, especialmente de organismos.

Termitero Nido de termes. También, el nido artificial usado en el laboratorio para albergar a los termes.

Termitófilo Insecto que debe pasar al menos parte de su ciclo vital con colonias de termes.

Termitología Estudio científico de los termes.

Territorio Área ocupada de forma más o menos exclusiva por un animal o grupo de ellos, mediante la repulsión a través de la defensa abierta o de la advertencia.

Tía Cualquier hembra que ayude a los progenitores en el cuidado de los jóvenes.

Tradición Forma específica de comportamiento o lugar determinado utilizado para la reproducción o alguna otra función, que pasan de una generación a la siguiente por aprendizaje.

Trofalaxia En insectos sociales, intercambio de líquido alimenticio entre miembros de la colonia y organismos huésped, ya sea de forma mutua o unilateral. En la trofalaxia oral, el material se origina en la boca; en la anal, en el ano.

Trófico Perteneciente al alimento.

Trofobiosis Relación por la que las hormigas reciben melaza de los áfidos y otros homópteros, o de las orugas de ciertos licaénidos y riodínidos, proporcionándoles protección a cambio. Los insectos que producen la melaza se llaman trofobiontes.

Tropa En Sociobiología, grupo de lémures, monos, antropomorfos o algún otro tipo de primate.

Umwelt Expresión alemana (vagamente traducida como «el mundo en torno mío») usada para indicar la entrada sensorial total de un animal. Cada especie, hombre incluido, presenta su *Umwelt* distintivo.

Unicolonial Perteneciente a una población de insectos sociales en que no hay fronteras coloniales de comportamiento. Así pues, toda la población local está formada por una colonia. (En oposición a multicolonial.)

Valor reproductor Simbolizado por V_x, número de descendencia femenina que queda por nacer en relación a cada hembra de edad x.

Varianza Medida estadística de la variación (dispersión) más comúnmente utilizada para un rasgo dentro de una población. Es la desviación cuadrática media de todos los individuos, a partir de la media simple.

Vertebrados Animales que presentan columna vertebral («espinazo»), incluyendo a peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos.

Vínculo Cualquier relación estrecha formada entre dos o más individuos.

Vínculos de la pareja Asociación estrecha y de larga duración, formada entre un macho y una hembra; al menos en animales, sirven primariamente para la crianza cooperativa de los jóvenes.

Viscosidad En Sociobiología y genética de poblaciones, lentitud de la dispersión individual, y por tanto, de la reducida tasa de la corriente genética.

Vivaque Masa de obreras de hormigas legionarias, dentro de la cual la reina y la prole encuentran refugio. También, lugar donde se localiza la masa.

Vuelo nupcial Vuelo de apareamiento de las reinas y machos alados, en una sociedad de insectos.

Xenobiosis Relación en que las colonias de una especie viven en los nidos de otra, moviéndose libremente entre los huéspedes y obteniendo de ellos alimento regurgitado o de otro tipo, pero manteniendo las proles separadas aún.

Zángano Abeja social macho, especialmente abeja melífera o abejorro machos.

Zigoto Célula creada por la unión de dos gametos (células sexuales), en que sus núcleos también se han fusionado. Etapa más temprana de la generación diploide.

Zoología Estudio científico de los animales.

Zoología de invertebrados Estudio científico de los animales invertebrados.

Zoología de vertebrados Estudio científico de los animales vertebrados.

Zoosemiótica Estudio científico de la comunicación animal.

Bibliografía

Ables, E. D. 1969. Home-range studies of red foxes (*Vulpes vulpes*). *Journal of Mammalogy*, 50(1): 108–120.

Ackerman, R., and P. D. Weigl. 1970. Dominance relations of red and grey squirrels. *Ecology*, 51(2): 332–334.

Adams, R. McC. 1966. *The evolution of urban society: early Mesopotamia and prehispanic Mexico*. Aldine Publishing Co., Chicago. xii + 191 pp.

Ader, R., and P. M. Conklin. 1963. Handling of pregnant rats: effects on emotionality of their offspring. *Science*, 142: 411–412.

Adler, N. T. 1969. Effects of the male's copulatory behavior on successful pregnancy of the female rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 69(4): 613–622.

Adler, N. T., J. A. Resko, and R. W. Goy. 1970. The effect of copulatory behavior on hormonal change in the female rat prior to implantation. *Physiology and Behavior*, 5(9): 1003–1007.

Adler, N. T., and S. R. Zoloth. 1970. Copulatory behavior can inhibit pregnancy in female rats. *Science*, 168: 1480–1482.

Albignac, R. 1973. *Mammiferes Carnivores*. Faune de Madagascar, no. 36. Centre National de Recherche Scientifique, Paris. 206 pp.

Alcock, J. 1969. Observational learning in three species of birds. *Ibis*, 111(3): 308–321.

——— 1972. The evolution of the use of tools by feeding animals. *Evolution*, 26(3): 464–473.

Aldrich-Blake, F. P. G. 1970. Problems of social structure in forest monkeys. In J. H. Crook, ed. (*q.v.*), *Social behaviour in birds and mammals: essays on the social ethology of animals and man*, pp. 79–101.

Alexander, B. K., and Jennifer Hughes. 1971. Canine teeth and rank in Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Primates*, 12(1): 91–93.

Alexander, R. D. 1961. Aggressiveness, territoriality, and sexual behavior in field crickets (Orthoptera: Gryllidae). *Behaviour*, 17(2,3): 130–223.

——— 1962. Evolutionary change in cricket acoustical communication. *Evolution*, 16(4): 443–467.

——— 1968. Arthropods. In T. A. Sebeok, ed. (*q.v.*), *Animal communication: techniques of study and results of research*, pp. 167–216.

——— 1971. The search for an evolutionary philosophy of man. *Proceedings of the Royal Society of Victoria*, 84(1): 99–120.

——— 1974. The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5: 325–383.

Alexander, R. D., and T. E. Moore. 1962. The evolutionary relationships of 17-year and 13-year cicadas, and three new species (Homoptera, Cicadidae, *Magicicada*). *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor*, 21: 1–57.

Alexander, T. R. 1964. Observations on the feeding behavior of *Bufo marinus* (Linné). *Herpetologica*, 20(4): 255–259.

Alexopoulos, C. J. 1963. The Myxomycetes II. *Botanical Review*, 29(1): 1–78.

Alibert, J. 1968. Influence de la société et de l'individu sur la trophallaxie chez *Calotermes flavicollis* Fabr. et *Cubitermes fungifaber* (Isoptera). In R. Chauvin and C. Noirot, eds. (*q.v.*), *L'effet de groupe chez les animaux*, pp. 237–288.

Allee, W. C. 1926. Studies in animal aggregations: causes and effects of bunching in land isopods. *Journal of Experimental Zoology*, 45: 255–277.

——— 1931. *Animal aggregations: a study in general sociology*. University of Chicago Press, Chicago. ix + 431 pp.

——— 1938. *The social life of animals*. W. W. Norton, New York. 293 pp.

——— 1942. Group organization among vertebrates. *Science*, 95: 289–293.

Allee, W. C., N. E. Collias, and Catherine Z. Lutherman. 1939. Modification of the social order in flocks of hens by the injection of testosterone propionate. *Physiological Zoology*, 12(4): 412–440.

Allee, W. C., and J. C. Dickinson, Jr. 1954. Dominance and subordination in the smooth dogfish *Mustelus canis* (Mitchill). *Physiological Zoology*, 27(4): 356–364.

Allee, W. C., A. E. Emerson, O. Park, T. Park, and K. P. Schmidt. 1949. *Principles of Animal Ecology*. W. B. Saunders Co., Philadelphia. xii + 837 pp.

Allee, W. C., and A. M. Guhl. 1942. Concerning the group survival value of the social peck order. *Anatomical Record*, 84(4): 497–498.

Alpert, G. D., and R. D. Akre. 1973. Distribution, abundance, and behavior of the inquiline ant *Leptothorax diversipilosus*. *Annals of the Entomological Society of America*, 66(4): 753–760.

Altmann, Margaret. 1956. Patterns of herd behavior in free-ranging elk of Wyoming, *Cervus canadensis nelsoni*. *Zoologica, New York*, 41(2): 65–71.'

——— 1958. Social integration of the moose calf. *Animal Behaviour*, 6(3,4): 155–159.

——— 1960. The role of juvenile elk and moose in the social dynamics of their species. *Zoologica, New York*, 45(1): 35–39.

——— 1963. Naturalistic studies of maternal care in moose and elk. In Harriet L. Rheingold, ed. (*q.v.*), *Maternal behavior in mammals*, pp. 233–253.

Altmann, S. A. 1956. Avian mobbing behavior and predator recognition. *Condor*, 58(4): 241–253.

——— 1959. Field observations on a howling monkey society. *Journal of Mammalogy*, 40(3): 317–330.

——— 1962a. A field study of the sociobiology of rhesus monkeys, *Macaca mulatta*. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 102(2): 338–435.

——— 1962b. Social behavior of anthropoid primates: analysis of recent concepts. In E. L. Bliss, ed., *Roots of behavior*, pp. 277–285. Harper and Brothers, New York. xi + 339 pp.

——— 1965a. Sociobiology of rhesus monkeys: II, stochastics of social communication. *Journal of Theoretical Biology*, 8(3): 490–522.

——— ed. 1965b. *Japanese monkeys, a collection of translations*, selected by K. Imanishi. The Editor, Edmonton. v + 151 pp.

——— ed. 1967a. *Social communication among primates*. University of Chicago Press, Chicago. xiv + 392 pp.

——— 1967b. Preface. In S. A. Altmann, ed. (*q.v.*), *Social communication among primates*, pp. ix–xii.

——— 1967c. *The structure of primate social communication*. In S. A. Altmann, ed. (*q.v.*), *Social communication among primates*, pp. 325–362.

——— 1969. Review of *Social organization of hamadryas baboons: a field study*, by H. Kummer. *American Anthropologist*, 71(4): 781–783.

Altmann, S. A., and Jeanne Altmann. 1970. *Baboon ecology: African field research*. University of Chicago Press, Chicago. viii + 220 pp.

Alverdes, F. 1927. *Social life in the animal world*. Harcourt, Brace, London. ix + 216 pp.

Amadon, D. 1964. The evolution of low reproductive rates in birds. *Evolution*, 18(1): 105–110.

Anderson, P. K. 1961. Density, social structure, and nonsocial environment in house-mouse populations and the implications for regulation of numbers. *Transactions of the New York Academy of Sciences*, 2d ser., 23(5): 447–451.

——— 1970. Ecological structure and gene flow in small mammals. *Symposia of the Zoological Society of London*, 26: 299–325.

Anderson, S., and J. K. Jones, Jr., eds. 1967. *Recent mammals of the world: a synopsis of families*. Ronald Press Co., New York. viii + 453 pp.

Anderson, W. W., and C. E. King. 1970. Age-specific selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, 66(3): 780–786.

Andrew, R. J. 1956. Intention movements of flight in certain passerines, and their uses in systematics. *Behaviour*, 10(1,2): 179–204.

——— 1961a. The motivational organisation controlling the mobbing calls of the blackbird (*Turdus merula*): I, effects of flight on mobbing calls. *Behaviour*, 17(2,3): 224–246.

——— 1961b. The motivational organisation controlling the mobbing calls of the blackbird (*Turdus merula*): II, the quantitative analysis of changes in the motivation of calling. *Behaviour*, 17(4): 288–321.

——— 1961c. The motivational organisation controlling the mobbing calls of the blackbird (*Turdus merula*): III, changes in the intensity of mobbing due to changes in the effect of the owl or to the progressive waning of mobbing. *Behaviour*, 18(1,2): 25–43.

——— 1961d. The motivational organisation controlling the mobbing calls of the blackbird (*Turdus merula*): IV, a general discussion of the calls of the blackbird and certain other passerines. *Behaviour*, 18(3): 161–176.

——— 1962. Evolution of intelligence and vocal mimicking. *Science*, 137: 585–589.

——— 1963a. Trends apparent in the evolution of vocalization in the Old World monkeys and apes. *Symposia of the Zoological Society of London*, 10: 89–107.

——— 1963b. The origin and evolution of the calls and facial expressions of the primates. *Behaviour*, 20(1,2): 1–109.

——— 1969. The effects of testosterone on avian vocalizations. In R. A. Hinde, ed. (*q.v.*), *Bird vocalizations: their relations to current problems in biology and psychology. Essays presented to W. H. Thorpe*, pp. 97–130.

——— 1972. The information potentially available in mammal displays. In R. A. Hinde, ed. (*q.v.*), *Non-verbal communication*, pp. 179–206.

Anthoney, T. R. 1968. The ontogeny of greeting, grooming, and sexual

motor patterns in captive baboons (superspecies *Papio cynocephalus*). *Behaviour,* 31(4): 358–372.

Anthony, H. E. 1916. Habits of *Aplodontia. Bulletin of the American Museum of Natural History,* 35: 53–63.

Arata, A. A. 1967. Muroid, gliroid, and dipodoid rodents. In S. Anderson and J. K. Jones, Jr., eds. (*q.v.*), *Recent mammals of the world: a synopsis of families,* pp. 226–253.

Araujo, R. L. 1970. Termites of the Neotropical region. In K. Krishna and Frances M. Weesner, eds. (*q.v.*), *Biology of termites,* vol. 2, pp. 527–576.

Archer, J. 1970. Effects of population density on behaviour in rodents. In J. H. Crook, ed. (*q.v.*), *Social behaviour in birds and mammals: essays on the social ethology of animals and man,* pp. 169–210.

Armstrong, E. A. 1947. *Bird display and behaviour: an introduction to the study of bird psychology,* 2d ed. Lindsay Drummond, London. 431 pp. (Reprinted by Dover, New York, 1965, 431 pp.)

——— 1955. *The wren.* Collins, London. viii + 312 pp.

——— 1971. Social signalling and white plumage. *Ibis,* 113(4): 534.

Arnoldi, K. V. 1932. Biologische Beobachtungen an der neuen paläarktischen Sklavenhalterameise *Rossomyrmex proformicarum* K. Arn., nebst einigen Bemerkungen über die Beförderungsweise der Ameisen. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere,* 24(2): 319–326.

Aronson, L. R., Ethel Tobach, D. S. Lehrman, and J. S. Rosenblatt, eds. 1970. *Development and evolution of behavior: essays in memory of T. C. Schneirla.* W. H. Freeman, San Francisco. xviii + 656 pp.

Ashmole, N. P. 1963. The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis,* 103b(3): 458–473.

Ashmole, N. P., and H. Tovar S. 1968. Prolonged parental care in royal terns and other birds. *Auk,* 85(1): 90–100.

Assem, J. van den. 1967. Territory in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Behaviour,* supplement 16. 164 pp.

——— 1971. Some experiments on sex ratio and sex regulation in the pteromalid *Lariophagus distinguendus. Netherlands Journal of Zoology,* 21(4): 373–402.

Auclair, J. L. 1963. Aphid feeding and nutrition. *Annual Review of Entomology,* 8: 439–490.

Ayala, F. J. 1968. Evolution of fitness: II, correlated effects of natural selection on the productivity and size of experimental populations of *Drosophila serrata. Evolution,* 22(1): 55–65.

Baerends, G. P., and J. M. Baerends-van Roon. 1950. An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes. *Behaviour,* supplement 1. viii + 242 pp.

Baikov, N. 1925. *The Manchurian tiger.* [Cited by G. B. Schaller, 1967 (*q.v.*).]

Baker, A. N. 1971. *Pyrosoma spinosum* Herdman, a giant pelagic tunicate new to New Zealand waters. *Records of the Dominion Museum, Wellington, New Zealand,* 7(12): 107–117.

Baker, E. C. S. 1929. *The fauna of British India,* vol. 6, *Birds,* 2d ed. Taylor and Francis, London. xxxv + 499 pp.

Baker, H. G., and G. L. Stebbins, eds. 1965. *The genetics of colonizing species.* Academic Press, New York. xv + 588 pp.

Baker, R. H. 1971. Nutritional strategies of myomorph rodents in North American grasslands. *Journal of Mammalogy,* 52: 800–805.

Bakker, R. T. 1968. The superiority of dinosaurs. *Discovery,* 3(2): 11–22.

——— 1971. Ecology of the brontosaurs. *Nature, London,* 229: 172–174.

Bakko, E. B., and L. N. Brown. 1967. Breeding biology of the white-tailed prairie dog, *Cynomys leucurus,* in Wyoming. *Journal of Mammalogy,* 48(1): 100–112.

Baldwin, J. D. 1969. The ontogeny of social behaviour of squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) in a seminatural environment. *Folia Primatologica,* 11(1,2): 35–79.

——— 1971. The social organization of a semifree-ranging troop of squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Folia Primatologica,* 14(1,2): 23–50.

Banks, E. M., D. H. Pimlott, and B. E. Ginsburg, eds. 1967. *Ecology and behavior of the wolf.* Symposium of the Animal Behavior Society. *American Zoologist,* 7(2): 220–381.

Banta, W. C. 1973. Evolution of avicularia in cheilostome Bryozoa. In R. S. Boardman, A. H. Cheetham, and W. A. Oliver, Jr., eds. (*q.v.*), *Animal colonies: development and function through time,* pp. 295–303.

Barash, D. P. 1973. The social biology of the Olympic marmot. *Animal Behaviour Monographs,* 6(3): 172–245.

——— 1974a. The evolution of marmot societies: a general theory. *Science,* 185: 415–420.

——— 1974b. Neighbor recognition in two "solitary" carnivores: the raccoon (*Procyon lotor*) and the red fox (*Vulpes fulva*). *Science,* 185: 794–796.

Bardach, J. E., and J. H. Todd. 1970. Chemical communication in fish. In J. W. Johnston, Jr., D. G. Moulton, and A. Turk, eds. (*q.v.*), *Advances in chemoreception,* vol. 1, *Communication by chemical signals,* pp. 205–240.

Barksdale, A. W. 1969. Sexual hormones of *Achlya* and other fungi. *Science,* 166: 831–837.

Barlow, G. W. 1967. Social behavior of a South American leaf fish, *Polycentrus schomburgkii,* with an account of recurring pseudofemale behavior. *American Midland Naturalist,* 78(1): 215–234.

——— 1968. Ethological units of behavior. In D. Ingle, ed., *The central nervous system and fish behavior,* pp. 217–232. University of Chicago Press, Chicago. viii + 272 pp.

——— 1974a. Contrasts in social behavior between Central American cichlid fishes and coral-reef surgeon fishes. *American Zoologist,* 14(1): 9–34.

——— 1974b. Hexagonal territories. *Ecology.* (In press.)

Barlow, G. W., and R. F. Green. 1969. Effect of relative size of mate on color patterns in a mouthbreeding cichlid fish, *Tilapia melanotheron. Communications in Behavioral Biology,* ser. A, 4(1–3): 71–78.

Barlow, J. C. 1967. Edentates and pholidotes. In S. Anderson and J. K. Jones, Jr., eds. (*q.v.*), *Recent mammals of the world: a synopsis of families,* pp. 178–191.

Barnes, H. 1962. So-called anecdysis in *Balanus balanoides* and the effect

of breeding upon the growth of the calcareous shell of some common barnacles. *Limnology and Oceanography*, 7(4): 462–473.

Barnes, R. D. 1969. *Invertebrate zoology*, 2d ed. W. B. Saunders Co., Philadelphia. x + 743 pp.

Barnett, S. A. 1958. An analysis of social behaviour in wild rats. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 130(1): 107–152.

——— 1963. *A study in behaviour: principles of ethology and behavioural physiology, displayed mainly in the rat.* Methuen, London. xiii + 288 pp.

Barrai, I., L. L. Cavalli-Sforza, and M. Mainardi. 1964. Testing a model of dominant inheritance for metric traits in man. *Heredity*, 19(4): 651–668.

Barrington, E. 1965. *The biology of Hemichordata and Protochordata.* Oliver and Boyd, Edinburgh. 176 pp.

Barth, R. H., Jr. 1970. Pheromone-endocrine interactions in insects. In G. K. Benson and J. G. Phillips, eds., *Hormones and the environment*, pp. 373–404. Memoirs of the Society for Endocrinology no. 18. Cambridge University Press, Cambridge. xvi + 629 pp.

Bartholomew, G. A. 1952. Reproductive and social behavior of the northern elephant seal. *University of California Publications in Zoology*, 47(15): 369–472.

——— 1959. Mother-young relations and the maturation of pup behaviour in the Alaskan fur seal. *Animal Behaviour*, 7(3,4): 163–171.

——— 1970. A model for the evolution of pinniped polygyny. *Evolution*, 24(3): 546–559.

Bartholomew, G. A., and J. B. Birdsell. 1953. Ecology and the protohominids. *American Anthropologist*, 55: 481–498.

Bartholomew, G. A., and N. E. Collias. 1962. The role of vocalization in the social behaviour of the northern elephant seal. *Animal Behaviour*, 10(1,2): 7–14.

Bartholomew, G. A., and V. A. Tucker. 1964. Size, body temperature, thermal conductance, oxygen consumption, and heart rate in Australian varanid lizards. *Physiological Zoology*, 37(4): 341–354.

Bartlett, D., and J. Bartlett. 1974. Beavers—master mechanics of pond and stream. *National Geographic*, 145(5) (May): 716–732.

Bartlett, D. P., and G. W. Meier. 1971. Dominance status and certain operants in a communal colony of rhesus monkeys. *Primates*, 12(3,4): 209–219.

Bartlett, P. N., and D. M. Gates. 1967. The energy budget of a lizard on a tree trunk. *Ecology*, 48(2): 315–322.

Bastock, Margaret. 1956. A gene mutation which changes a behavior pattern. *Evolution*, 10(4): 421–439.

Bastock, Margaret, and A. Manning. 1955. The courtship of *Drosophila melanogaster*. *Behaviour*, 8(2,3): 85–111.

Bateman, A. J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2(3): 349–368.

Bates, B. C. 1970. Territorial behavior in primates: a review of recent field studies. *Primates*, 11(3): 271–284.

Bateson, G. 1955. A theory of play and fantasy. *Psychiatric Research Reports* (American Psychiatric Association), 2: 39–51.

——— 1963. The role of somatic change in evolution. *Evolution*, 17(4): 529–539.

Bateson, P. P. G. 1966. The characteristics and context of imprinting. *Biological Reviews, Cambridge Philosophical Society*, 41: 177–220.

Batra, Suzanne W. T. 1964. Behavior of the social bee, *Lasioglossum zephyrum*, within the nest (Hymenoptera: Halictidae). *Insectes Sociaux*, 11(2): 159–185.

——— 1966. The life cycle and behavior of the primitively social bee, *Lasioglossum zephyrum* (Halictidae). *Kansas University Science Bulletin* (Lawrence), 46(10): 359–422.

——— 1968. Behavior of some social and solitary halictine bees within their nests: a comparative study (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 41(1): 120–133.

Batzli, G. O., and F. A. Pitelka. 1971. Condition and diet of cycling populations of the California vole, *Microtus californicus*. *Journal of Mammalogy*, 52(1): 141–163.

Bayer, F. M. 1973. Colonial organization in octocorals. In R. S. Boardman, A. H. Cheetham, and W. A. Oliver, Jr., eds. (*q.v.*), *Animal colonies: development and function through time*, pp. 69–93.

Beach, F. A. 1940. Effects of cortical lesions upon the copulatory behavior of male rats. *Journal of Comparative Psychology*, 29(2): 193–244.

——— 1945. Current concepts of play in animals. *American Naturalist*, 79: 523–541.

——— 1964. Biological bases for reproductive behavior. In W. Etkin, ed. (*q.v.*), *Social behavior and organization among vertebrates*, pp. 117–142.

Beatty, H. 1951. A note on the behavior of the chimpanzee. *Journal of Mammalogy*, 32(1): 118.

Beaumont, J. de. 1958. Le parasitisme social chez les guêpes et les bourdons. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 31(2): 168–176.

Beebe, W. 1922. *A monograph of the pheasants*, vol. 4. Witherby, London. xv + 242 pp.

——— 1926. The three-toed sloth *Bradypus cuculliger cuculliger* Wagler. *Zoologica, New York*, 7(1): 1–67.

——— 1947. Notes on the hercules beetle, *Dynastes hercules* (Linn.), at Rancho Grande, Venezuela, with special reference to combat behavior. *Zoologica, New York*, 32(2): 109–116.

Beilharz, R. G., and P. J. Mylrea. 1963. Social position and movement orders of dairy heifers. *Animal Behaviour*, 11(4): 529–533.

Beklemishev, W. N. 1969. *Principles of comparative anatomy of invertebrates*, vol. 1, *Promorphology*, trans. by J. M. MacLennan, ed. by Z. Kabata. University of Chicago Press, Chicago. xxx + 490 pp.

Bekoff, M. 1972. The development of social interaction, play, and metacommunication in mammals: an ethological perspective. *Quarterly Review of Biology*, 47(4): 412–434.

Bell, P. R., ed. 1959. *Darwin's biological work: some aspects reconsidered.* Cambridge University Press, Cambridge. xiii + 342 pp.

Bell, R. H. V. 1971. A grazing ecosystem in the Serengeti. *Scientific American*, 225(1) (July): 86–93.

Belt, T. 1874. *The naturalist in Nicaragua.* John Murray, London. xvi + 403 pp.

Bendell, J. F., and P. W. Elliot. 1967, *Behaviour and the regulation of numbers of the blue grouse.* Canadian Wildlife Report Series no. 4. Dept. of Indian Affairs and Northern Development, Ottawa. 76 pp.

Benois, A. 1972. Étude écologique de *Camponotus vagus* Scop. (= *pubescens* Fab.) (Hymenoptera, Formicidae) dans la région d'Antibes: nidification et architecture des nids. *Insectes Sociaux,* 19(2): 111–129.

——— 1973. Incidence des facteurs écologiques sur le cycle annuel et l'activité saissonnière de la fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* Mayr (Hymenoptera, Formicidae) dans la région d'Antibes. *Insectes Sociaux,* 20(3): 267–296.

Benson, W. W. 1971. Evidence for the evolution of unpalatability through kin selection in the Heliconiinae (Lepidoptera). *American Naturalist,* 105(943): 213–226.

Benson, W. W., and T. C. Emmel. 1973. Demography of gregariously roosting populations of the nymphaline butterfly *Marpesia berania* in Costa Rica. *Ecology,* 54(2): 326–335.

Bequaert, J. C. 1935. Presocial behavior among the Hemiptera. *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society,* 30(5): 177–191.

Bergson, H. 1935. *The two sources of morality and religion,* trans. by R. A. Audra, C. Brereton, and W. H. Carter. Henry Holt, New York. viii + 308 pp.

Berkson, G., B. A. Ross, and S. Jatinandana. 1971. The social behavior of gibbons in relation to a conservation program. In L. A. Rosenblum, ed. (*q.v.*), *Primate behavior: developments in field and laboratory research,* vol. 2, pp. 225–255.

Berkson, G., and R. J. Schusterman. 1964. Reciprocal food sharing of gibbons. *Primates,* 5(1,2): 1–10.

Berndt, R., and H. Sternberg. 1969. Alters- und Geschlechtsunterschiede in der Dispersion des Trauerschnäppers (*Ficedula hypoleuca*). *Journal für Ornithologie,* 110(1): 22–26.

Bernstein, I. S. 1964a. A comparison of New and Old World monkey social organizations and behavior. *American Journal of Physical Anthropology,* 22(2): 233–238.

——— 1964b. A field study of the activities of howler monkeys. *Animal Behaviour,* 12(1): 92–97.

——— 1965. Activity patterns in a cebus monkey group. *Folia Primatologica,* 3(2,3): 211–224.

——— 1966. Analysis of a key role in a capuchin (*Cebus albifrons*) group. *Tulane Studies in Zoology,* 13(2): 49–54.

——— 1967. Intertaxa interactions in a Malayan primate community. *Folia Primatologica,* 7(3,4): 198–207.

——— 1968. The lutong of Kuala Selangor. *Behaviour,* 32(1–3): 1–16.

——— 1969a. Introductory techniques in the formation of pigtail monkey troops. *Folia Primatologica,* 10(1,2): 1–19.

——— 1969b. Spontaneous reorganization of a pigtail monkey group. *Proceedings of the Second International Congress of Primatology, Atlanta, Georgia,* 1: 48–51.

Bernstein, I. S., and R. J. Schusterman. 1964. The activities of gibbons in a social group. *Folia Primatologica,* 2(3): 161–170.

Bernstein, I. S., and L. G. Sharpe. 1966. Social roles in a rhesus monkey group. *Behaviour,* 26(1,2): 91–104.

Beroza, M., ed. 1970. *Chemicals controlling insect behavior.* Academic Press, New York. xii + 170 pp.

Berry, Kristin H. 1971. Social behavior of the chuckwalla, *Sauromalus obesus.* Herpetological Abstracts of the American Society of Ichthyologists and Herpetologists, 51st Annual Meeting, Los Angeles, pp. 2–3.

Bertram, B. C. R. 1970. The vocal behaviour of the Indian hill mynah, *Gracula religiosa. Animal Behaviour Monographs,* 3(2): 79–192.

——— 1973. Lion population regulation. *East African Wildlife Journal,* 11(3,4): 215–225.

Bertram, G. C. L., and C. K. R. Bertram. 1964. Manatees in the Guianas. *Zoologica, New York,* 49(2): 115–120.

Bertrand, Mireille. 1969. *The behavioral repertoire of the stumptail macaque: a descriptive and comparative study.* Bibliotheca Primatologica, no. 11. S. Karger, Basel. xii + 273 pp.

Bess, H. A. 1970. Termites of Hawaii and the Oceanic islands. In K. Krishna and Frances M. Weesner, eds. (*q.v.*), *Biology of termites,* vol. 2, pp. 449–476.

Best, J. B., A. B. Goodman, and A. Pigon. 1969. Fissioning in planarians: control by the brain. *Science,* 164: 565–566.

Betz, Barbara J. 1932. The population of a nest of the hornet *Vespa maculata. Quarterly Review of Biology,* 7(2): 197–209.

Bick, G. H., and Juanda C. Bick. 1965. Demography and behavior of the damselfly, *Argia apicalis* (Say), (Odonata: Coenagriidae). *Ecology,* 46(4): 461–472.

Bider, J. R., P. Thibault, and R. Sarrazin. 1968. Schemes dynamiques spatio-temporels de l'activité de *Procyon lotor* en relation avec le comportement. *Mammalia,* 32(2): 137–163.

Bieg, D. 1972. The production of males in queenright colonies of *Trigona (Scaptotrigona) postica. Journal of Apicultural Research,* 11(1): 33–39.

Bierens de Haan, J. A. 1940. *Die tierischen Instinkte und ihr Umbau durch Erfahrung: eine Einführung in die allgemeine Tierpsychologie.* E. J. Brill, Leyden. xi + 478 pp.

Bigelow, R. 1969. *The dawn warriors: man's evolution toward peace.* Atlantic Monthly Press, Little, Brown, Boston. xi + 277 pp.

Birch, H. G., and G. Clark. 1946. Hormonal modification of social behavior: II, the effects of sex-hormone administration on the social dominance status of the female-castrate chimpanzee. *Psychosomatic Medicine,* 8(5): 320–321.

Birdwhistle, R. L. 1970. *Kinesics and context: essays on body motion and communication.* University of Pennsylvania Press, Philadelphia. xiv + 338 pp.

Bishop, J. W., and L. M. Bahr. 1973. Effects of colony size on feeding by *Lophopodella carteri* (Hyatt). In R. S. Boardman, A. H. Cheetham, and W. A. Oliver, Jr., eds. (*q.v.*), *Animal colonies: development and function through time,* pp. 433–437.

Black-Cleworth, Patricia. 1970. The role of electrical discharges in the non-reproductive social behaviour of *Gymnotus carapo* (Gymnotidae, Pisces). *Animal Behaviour Monographs,* 3(1): 1–77.

Blackwell, K. F., and J. I. Menzies. 1968. Observations on the biology of the potto (*Perodicticus potto,* Miller). *Mammalia,* 32(3): 447–451.

Blair, W. F. 1968. Amphibians and reptiles. In T. A. Sebeok, ed. (*q.v.*), *Animal communication: techniques of study and results of research*, pp. 289–310.

Blair, W. F., and W. E. Howard. 1944. Experimental evidence of sexual isolation between three forms of mice of the cenospecies *Peromyscus maniculatus. Contributions from the Laboratory of Vertebrate Biology, University of Michigan, Ann Arbor*, 26: 1–19.

Blest, A. D. 1963. Longevity, palatability and natural selection in five species of New World saturniid moth. *Nature, London*, 197(4873): 1183–1186.

Blum, M. S. 1966. Chemical releasers of social behavior: VIII, citral in the mandibular gland secretion of *Lestrimelitta limao* (Hymenoptera: Apoidea: Melittidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 59(5): 962–964.

Blum M. S., and E. O. Wilson. 1964. The anatomical source of trail substances in formicine ants. *Psyche, Cambridge*, 71(1): 28–31.

Blurton Jones, N. G. 1969. An ethological study of some aspects of social behaviour of children in nursery school. In D. Morris, ed. (*q.v.*), *Primate ethology: essays on the socio-sexual behavior of apes and monkeys*, pp. 437–463.

——— ed. 1972. *Ethological studies of child behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge. x + 400 pp.

Blurton Jones, N. G., and J. Trollope. 1968. Social behavior of stump-tailed macaques in captivity. *Primates*, 9(4): 365–394.

Boardman, R. S., and A. H. Cheetham. 1973. Degrees of colony dominance in stenolaemate and gymnolaemate Bryozoa. In R. S. Boardman, A. H. Cheetham, and W. A. Oliver, Jr., eds. (*q.v.*), *Animal colonies: development and function through time*, pp. 121–220.

Boardman, R. S., A. H. Cheetham, and W. A. Oliver, Jr., eds. 1973. *Animal colonies: development and function through time.* Dowden, Hutchinson, and Ross, Stroudsburg, Pa. xiii + 603 pp.

Bodot, Paulette. 1969. Composition des colonies de termites: ses fluctuations au cours du temps. *Insectes Sociaux*, 16(1): 39–53.

Boice, R., and D. W. Witter. 1969. Hierarchical feeding behaviour in the leopard frog (*Rana pipiens*). *Animal Behaviour*, 17(3): 474–479.

Bolton, B. 1974. A revision of the palaeotropical arboreal ant genus *Cataulacus* F. Smith (Hymenoptera: Formicidae). *Bulletin of the British Museum of Natural History, Entomology*, 30(1): 1–105.

Bolwig, N. 1958. A study of the behaviour of the chacma baboon, *Papio ursinus. Behaviour*, 14(1,2): 136–163.

Bonner, J. T. 1955. *Cells and societies*. Princeton University Press, Princeton, N. J. iv + 234 pp.

——— 1958. *The evolution of development.* Cambridge University Press, Cambridge. 102 pp.

——— 1965. *Size and cycle: an essay on the structure of biology*. Princeton University Press, Princeton, N. J. viii + 219 pp.

——— 1967. *The cellular slime molds*, 2d ed. Princeton University Press, Princeton, N. J. xii + 205 pp.

——— 1970. The chemical ecology of cells in the soil. In E. Sondheimer and J. B. Simeone, eds. (*q.v.*), *Chemical ecology*, pp. 1–19.

——— 1974. *On development: the biology of form*. Harvard University Press, Cambridge. viii + 282 pp.

Boorman, S. A., and P. R. Levitt. 1972. Group selection on the boundary of a stable population. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, 69(9): 2711–2713.

——— 1973a. Group selection on the boundary of a stable population. *Theoretical Population Biology*, 4(1): 85–128.

——— 1973b. A frequency-dependent natural selection model for the evolution of social cooperation networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, 70(1): 187–189.

Booth, A. H. 1957. Observations on the natural history of the olive colobus monkey, *Procolobus verus* (van Beneden). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 129(3): 421–430.

——— 1960. *Small mammals of West Africa*. Longmans, Green, London. 68 pp. [Cited by Bradbury, 1975 (*q.v.*).]

Booth, Cynthia. 1962. Some observations on behavior of Cercopithecus monkeys. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 102(2): 477–487.

Borgmeier, T. 1955. *Die Wanderameisen der Neotropischen Region* (*Hym. Formicidae*). Studia Entomologica, no. 3. Editora Vozes, Petrópolis, Rio de Janeiro. 716 pp.

Boserup, Ester. 1965. *The conditions of agricultural growth*. Aldine Publishing Co., Chicago. 124 pp.

Bossert, W. H. 1967. Mathematical optimization: are there abstract limits on natural selection? In P. S. Moorhead and M. M. Kaplan, eds. (*q.v.*), *Mathematical challenges to the Neo-Darwinian interpretation of evolution*, pp. 35–46.

——— 1968. Temporal patterning in olfactory communication. *Journal of Theoretical Biology*, 18(2): 157–170.

Bossert, W. H., and E. O. Wilson. 1963. The analysis of olfactory communication among animals. *Journal of Theoretical Biology*, 5(3): 443–469.

Bouillon, A. 1970. Termites of the Ethiopian region. In K. Krishna and Frances M. Weesner, eds. (*q.v.*), *Biology of termites*, vol. 2, pp. 153–280.

Bourlière, F. 1955. *The natural history of mammals.* G. G. Harrap, London. xxii + 363 pp. + xi.

——— 1963. Specific feeding habits of African carnivores. *African Wildlife*, 17(1): 21–27.

Bourlière, F., C. Hunkeler, and M. Bertrand. 1970. Ecology and behavior of Lowe's guenon (*Cercopithecus campbelli lowei*) in the Ivory Coast. In J. R. Napier and P. H. Napier, eds. (*q.v.*), *Old World monkeys: evolution, systematics, and behavior*, pp. 297–350.

Bovbjerg, R. V. 1956. Some factors affecting aggressive behavior in crayfish. *Physiological Zoology*, 29(2): 127–136.

——— 1960. Behavioral ecology of the crab, *Pachygrapsus crassipes. Ecology*, 41(4): 668–672.

——— 1970. Ecological isolation and competitive exclusion in two crayfish (*Orconectes virilis* and *Orconectes immunis*). *Ecology*, 51(2): 225–236.

Bovbjerg, R. V., and Sandra L. Stephen. 1971. Behavioral changes in

crayfish with increased population density. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 52(4): 37–38.
Bowden, D. 1966. Primate behavioral research in the USSR: the Sukhumi Medico-Biological Station. *Folia Primatologica*, 4(4): 346–360.
Boyd, H. 1953. On encounters between wild white-fronted geese in winter flocks. *Behaviour*, 5(1): 85–129.
Bradbury, J. 1975. Social organization and communication. In W. Wimsatt, ed., *Biology of bats*, vol. 3. Academic Press, New York. (In press.)
Bragg, A. N. 1955–56. In quest of the spadefoots. *New Mexico Quarterly*, 25(4): 345–358.
Brandon, R. A., and J. E. Huheey. 1971. Movements and interactions of two species of *Desmognathus* (Amphibia: Plethodontidae). *American Midland Naturalist*, 86(1): 86–92.
Brannigan, C. R., and D. A. Humphries. 1972. Human non-verbal behaviour, a means of communication. In N. Blurton Jones, ed. (*q.v.*), *Ethological studies of child behaviour*, pp. 37–64.
Brattstrom, B. H. 1962. Call order and social behavior in the foam-building frog, *Engystomops pustulosus*. *American Zoologist*, 2(3): 394.
——— 1973. Social and maintenance behavior of the echidna, *Tachyglossus aculeatus*. *Journal of Mammalogy*, 54(1): 50–70.
——— 1974. The evolution of reptilian social behavior. *American Zoologist*, 14(1): 35–49.
Braun, R. 1958. Das Sexualverhalten der Krabbenspinne *Diaea dorsata* (F.) und der Zartspinne *Anyphaena accentuata* (Walck.) als Hinweis auf ihre systematische Eingliederung. *Zoologischer Anzeiger*, 160(7,8): 119–134.
Brauns, H. 1926. A contribution to the knowledge of the genus *Allodape*, St. Farg. & Serv. Order Hymenoptera; section Apidae (Anthophila). *Annals of the South African Museum*, 23(3): 417–434.
Breder, C. M., Jr. 1959. Studies on social groupings in fishes. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 117(6): 393–482.
——— 1965. Vortices and fish schools. *Zoologica, New York*, 50(2): 97–114.
Breder, C. M., Jr., and C. W. Coates. 1932. A preliminary study of population stability and sex ratio of *Lebistes*. *Copeia*, 1932(3): 147–155.
Brémond, J.-C. 1968. Recherches sur la sémantique et les éléments vecteurs d'information dans les signaux acoustiques du Rouge-gorge (*Erithacus rubecula* L.). *La Terre et la Vie*, 115(2): 109–220.
Brereton, J. L. G. 1962. Evolved regulatory mechanisms of population control. In G. W. Leeper, ed. (*q.v.*), *The evolution of living organisms*, pp. 81–93.
——— 1971. Inter-animal control of space. In A. H. Esser, ed. (*q.v.*), *Behavior and environment: the use of space by animals and men*, pp. 69–91.
Brian, M. V. 1952a. Interaction between ant colonies at an artificial nest-site. *Entomologist's Monthly Magazine*, 88: 84–88.
——— 1952b. The structure of a dense natural ant population. *Journal of Animal Ecology*, 21(1): 12–24.
——— 1955. Food collection by a Scottish ant community. *Journal of Animal Ecology*, 24(2): 336–351.
——— 1956a. The natural density of *Myrmica rubra* and associated ants in West Scotland. *Insectes Sociaux*, 3(4): 473–487.
——— 1956b. Segregation of species of the ant genus *Myrmica*. *Journal of Animal Ecology*, 25(2): 319–337.
——— 1965. Caste differentiation in social insects. *Symposia of the Zoological Society of London*, 14: 13–38.
——— 1968. Regulation of sexual production in an ant society. In R. Chauvin and C. Noirot, eds. (*q.v.*), *L'effet de groupe chez les animaux*, pp. 61–76.
Brian, M. V., G. Elmes, and A. F. Kelly. 1967. Populations of the ant *Tetramorium caespitum* Latreille. *Journal of Animal Ecology*, 36(2): 337–342.
Brien, P. 1953. Étude sur les Phylactolemates. *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique*, 84(2): 301–444.
Broadbooks, H. E. 1965. Ecology and distribution of the pikas of Washington and Alaska. *American Midland Naturalist*, 73(2): 299–335.
——— 1970. Home ranges and territorial behavior of the yellow-pine chipmunk, *Eutamias amoenus*. *Journal of Mammalogy*, 51(2): 310–326.
Brock, V. E., and R. H. Riffenburgh. 1960. Fish schooling: a possible factor in reducing predation. *Journal du Conseil, Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, 25: 307–317.
Bro Larsen, Ellinor. 1952. On subsocial beetles from the salt-marsh, their care of progeny and adaptation to salt and tide. *Transactions of the Ninth International Congress of Entomology, Amsterdam, 1951*, 1: 502–506.
Bromley, P. T. 1969. Territoriality in pronghorn bucks on the National Bison Range, Moiese, Montana. *Journal of Mammalogy*, 50(1): 81–89.
Bronson, F. H. 1963. Some correlates of interaction rate in natural populations of woodchucks. *Ecology*, 44(4): 637–643.
——— 1967. Effects of social stimulation on adrenal and reproductive physiology of rodents. In M. L. Conalty, ed., *Husbandry of laboratory animals*, pp. 513–542. Academic Press, New York.
——— 1969. Pheromonal influences on mammalian reproduction. In M. Diamond, ed., *Perspectives in reproduction and sexual behavior*, pp. 341–361. Indiana University Press, Bloomington. x + 532 pp.
——— 1971. Rodent pheromones. *Biology of Reproduction*, 4(3): 344–357.
Bronson, F. H., and B. E. Eleftheriou. 1963. Adrenal responses to crowding in *Peromyscus* and C57BL/10J mice. *Physiological Zoology*, 36(2): 161–166.
Brooks, R. J., and E. M. Banks. 1973. Behavioural biology of the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus* [Traill]): an analysis of acoustic communication. *Animal Behaviour*, 6(1): 1–83.
Brothers, D. J., and C. D. Michener. 1974. Interactions in colonies of primitively social bees: III, ethometry of division of labor in *Lasioglossum zephyrum* (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of Comparative Physiology*, 90(2): 129–168.
Brower, L. P. 1969. Ecological chemistry. *Scientific American*, 220(2) (February): 22–29.

Brown, B. A., Jr. 1974. Social organization in male groups of white-tailed deer. In V. Geist and F. Walther, eds. (*q.v.*), *The behaviour of ungulates and its relation to management*, vol. 1, pp. 436–446.
Brown, D. H., D. K. Caldwell, and Melba C. Caldwell. 1966. Observations on the behavior of wild and captive false killer whales, with notes on associated behavior of other genera of captive delphinids. *Contributions in Science, Los Angeles County Museum*, 95: 1–32.
Brown, D. H., and K. S. Norris. 1956. Observations of captive and wild cetaceans. *Journal of Mammalogy*, 37(3): 311–326.
Brown, E. S. 1959. Immature nutfall of coconuts in the Solomon Islands: II, changes in ant populations, and their relation to vegetation. *Bulletin of Entomological Research*, 50(3): 523–558.
Brown, J. C. 1964. Observations on the elephant shrews (Macroscelididae) of equatorial Africa. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 143(1): 103–119.
Brown, J. H. 1971. Mechanisms of competitive exclusion between two species of chipmunks. *Ecology*, 52(2): 305–311.
Brown, J. L. 1963. Aggressiveness, dominance and social organization in the Steller jay. *Condor*, 65(6): 460–484.
——— 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bulletin*, 76(2): 160–169.
——— 1966. Types of group selection. *Nature, London*, 211(5051): 870.
——— 1969. Territorial behavior and population regulation in birds: a review and re-evaluation. *Wilson Bulletin*, 81(3): 293–329.
——— 1970a. Cooperative breeding and altruistic behaviour in the Mexican jay, *Aphelocoma ultramarina*. *Animal Behaviour*, 18(2): 366–378.
——— 1970b. The neural control of aggression. In C. H. Southwick, ed. (*q.v.*) *Animal aggression: selected readings*, pp. 164–186.
——— 1972. Communal feeding of nestlings in the Mexican jay (*Aphelocoma ultramarina*): interflock comparisons. *Animal Behaviour*, 20(2): 395–403.
——— 1974. Alternate-routes to sociality in jays—with a theory for the evolution of altruism and communal breeding. *American Zoologist*, 14(1): 63–80.
Brown, J. L., R. W. Hunsperger, and H. E. Rosvold. 1969. Interaction of defence and flight reactions produced by simultaneous stimulation at two points in the hypothalamus of the cat. *Experimental Brain Research*, 8: 130–149.
Brown, L. H. 1966. Observations on some Kenya eagles. *Ibis*, 108(4): 531–572.
Brown, R. 1973. *A first language: the early stages*. Harvard University Press, Cambridge. xxii + 437 pp.
Brown, R. G. B. 1962. The aggressive and distraction behaviour of the western sandpiper *Ereunetes mauri*. *Ibis*, 104(1): 1–12.
Brown, W. L. 1952a. Contributions toward a reclassification of the Formicidae: I, tribe Platythyreini. *Breviora, Cambridge, Mass.*, 6: 1–6.
——— 1952b. Revision of the ant genus *Serrastruma*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard*, 107(2): 67–86.
——— 1955. A revision of the Australian ant genus *Notoncus* Emery, with notes on the other genera of Melophorini. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard*, 113(6): 471–494.
——— 1957. Predation of arthropod eggs by the ant genera *Proceratium* and *Discothyrea*. *Psyche, Cambridge*, 64(3): 115.
——— 1958. General adaptation and evolution. *Systematic Zoology*, 7(4): 157–168.
——— 1960. Contributions toward a reclassification of the Formicidae: III, tribe Amblyoponini (Hymenoptera). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard*, 122(4): 145–230.
——— 1964. Revision of *Rhoptromyrmex*. *Pilot Register of Zoology*, cards nos. 11–19.
——— 1965. Contributions to a reclassification of the Formicidae: IV, tribe Typhlomyrmecini (Hymenoptera). *Psyche, Cambridge*, 72(1): 65–78.
——— 1968. An hypothesis concerning the function of the metapleural glands in ants. *American Naturalist*, 102(924): 188–191.
——— 1973. A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest ant faunas. In Betty J. Meggers, E. S. Ayensu, and W. D. Duckworth, eds., *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review*, pp. 161–185. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. viii + 350 pp.
——— 1975. Contributions toward a reclassification of the Formicidae: V, Ponerinae, tribes Platythyreini, Cerapachyini, Cylindromyrmecini, Acanthostichini, and Aenictogitini. *Search, Ithaca, Entomology*. (In press.)
Brown, W. L., T. Eisner, and R. H. Whittaker. 1970. Allomones and kairomones: transspecific chemical messengers. *BioScience*, 20(1): 21–22.
Brown, W. L., W. H. Gotwald, and J. Lévieux. 1970. A new genus of ponerine ants from West Africa (Hymenoptera: Formicidae) with ecological notes. *Psyche, Cambridge*, 77(3): 259–275.
Brown, W. L., and W. W. Kempf. 1960. A world revision of the ant tribe Basicerotini. *Studia Entomologica*, n.s. 3(1–4): 161–250.
——— 1969. A revision of the Neotropical dacetine ant genus *Acanthognathus* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche, Cambridge*, 76(2): 87–109.
Brown, W. L., and E. O. Wilson. 1959. The evolution of the dacetine ants. *Quarterly Review of Biology*, 34: 278–294.
Bruce, H. M. 1966. Smell as an exteroceptive factor. *Journal of Animal Science*, supplement 25: 83–89.
Brun, R. 1952. Das Zentralnervensystem von *Teleutomyrmex schneideri* Kutt. ♀ (Hym. Formicid.). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 25(2): 73–86.
Bruner, J. S. 1968. *Processes of cognitive growth: infancy*. Clark University Press, with Barre Publishers, Barre, Mass. vii + 75 pp.
Buck, J. B. 1938. Synchronous rhythmic flashing of fireflies. *Quarterly Review of Biology*, 13(3): 301–314.
Buckley, Francine G. 1967. Some notes on flock behaviour in the blue-crowned hanging parrot *Loriculus galgulus* in captivity. *Pavo* (Indian Journal of Ornithology), 5(1,2): 97–99.
Buckley, Francine G., and P. A. Buckley. 1972. The breeding ecology of royal terns *Sterna* (*Thalasseus*) *maxima maxima*. *Ibis*, 114: 344–359.

Buckley, P. A., and Francine G. Buckley. 1972. Individual egg and chick recognition by adult royal terns (*Sterna maxima maxima*). *Animal Behaviour*, 20(3): 457–462.

Buechner, H. K. 1950. Life history, ecology, and range use of the pronghorn antelope in Trans-Pecos, Texas. *American Midland Naturalist*, 43(2): 257–354.

——— 1961. Territorial behavior in Uganda kob. *Science*, 133: 698–699.

——— 1963. Territoriality as a behavioral adaptation to environment in Uganda kob. *Proceedings of the Sixteenth International Congress of Zoology, Washington, D.C.*, 3: 59–63.

Buechner, H. K., and H. D. Roth. 1974. The lek system in Uganda kob antelope. *American Zoologist*, 14(1): 145–162.

Buettner-Janusch, J., and R. J. Andrew. 1962. The use of the incisors by primates in grooming. *American Journal of Physical Anthropology*, 20(1): 127–129.

Bullis, H. R., Jr. 1961. Observations on the feeding behavior of white-tip sharks on schooling fishes. *Ecology*, 42(1): 194–195.

Bullock, T. H. 1973. Seeing the world through a new sense: electroreception in fish. *American Scientist*, 61(3): 316–325.

Bunnell, P. 1973. Vocalizations in the territorial behavior of the frog *Dendrobates pumilio*. *Copeia*, 1973, no. 2: pp. 277–284.

Bünzli, G. H. 1935. Untersuchungen über coccidophile Ameisen aus den Kaffeefeldern von Surinam. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 16(6,7): 453–593.

Burchard, J. E., Jr. 1965. Family structure in the dwarf cichlid *Apistogramma trifasciatum* Eigenmann and Kennedy. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 22(2): 150–162.

Buren, W. F. 1968. A review of the species of *Crematogaster*, sensu stricto, in North America (Hymenoptera, Formicidae): II, descriptions of new species. *Journal of the Georgia Entomological Society*, 3(3): 91–121.

Burghardt, G. M. 1970. Chemical perception in reptiles. In J. W. Johnston, Jr., D. G. Moulton, and A. Turk, eds. (*q.v.*) *Advances in chemoreception*, vol. 1, *Communication by chemical signals*, pp. 241–308.

Burnet, F. M. 1971. "Self-recognition" in colonial marine forms and flowering plants in relation to the evolution of immunity. *Nature, London*, 232(5308): 230–235.

Burt, W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, 24(3): 346–352.

Burton, Frances D. 1972. The integration of biology and behavior in the socialization of *Macaca sylvana* of Gibraltar. In F. E. Poirier, ed. (q.v.), *Primate socialization*; pp. 29–62.

Busnel, R.-G., and A. Dziedzic. 1966. Acoustic signals of the pilot whale *Globicephala melaena* and of the porpoises *Delphinus delphis* and *Phocoena phocoena*. In K. S. Norris, ed. (*q.v.*), *Whales, dolphins, and porpoises*, pp. 607–646.

Bustard, H. R. 1970. The role of behavior in the natural regulation of numbers in the gekkonid lizard *Gehyra variegata*. *Ecology*, 51(4): 724–728.

Butler, Charles. 1609. *The feminine monarchie: on a treatise concerning bees, and the due ordering of them.* Joseph Barnes, Oxford.

Butler, C. G. 1954a. *The world of the honeybee.* Collins, London. xiv + 226 pp.

——— 1954b. The method and importance of the recognition by a colony of honeybees (*A. mellifera*) of the presence of its queen. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 105(2): 11–29.

——— 1967. Insect pheromones. *Biological Reviews, Cambridge Philosophical Society*, 42(1): 42–87.

——— 1969. Some pheromones controlling honeybee behaviour. *Proceedings of the Seventh Congress of the International Union for the Study of Social Insects, Bern*, pp. 19–32.

Butler, C. G., and D. H. Calam. 1969. Pheromones of the honey bee—the secretion of the Nassanoff gland of the worker. *Journal of Insect Physiology*, 15(2): 237–244.

Butler, C. G., R. K. Callow, and J. R. Chapman. 1964. 9-Hydroxydec-*trans*-2-enoic acid, a pheromone stabilizing honeybee swarms. *Nature, London*, 201 (4920): 733.

Butler, C. G., D. J. C. Fletcher, and Doreen Watler. 1969. Nest-entrance marking with pheromones by the honeybee, *Apis mellifera* L., and by a wasp, *Vespula vulgaris* L. *Animal Behaviour*, 17(1): 142–147.

Butler, C. G., and J. B. Free. 1952. The behaviour of worker honeybees at the hive entrance. *Behaviour*, 4(4): 262–292.

Butler, C. G., and J. Simpson. 1967. Pheromones of the queen honeybee (*Apis mellifera* L.) which enable her workers to follow her when swarming. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London*, ser. A, 42(10–12): 149–154.

Butler, R. A. 1954. Incentive conditions which influence visual exploration. *Journal of Experimental Psychology*, 48: 17–23.

——— 1965. Investigative behavior. In A. M. Schrier, H. F. Harlow, and F. Stollnitz, eds., *Behavior of non-human primates: modern research trends*, vol. 2, pp. 463–493. Academic Press, New York. xv + pp. 287–595.

Cairns, J., Jr., M. L. Dahlberg, K. L. Dickson, Nancy Smith, and W. T. Waller. 1969. The relationship of fresh-water protozoan communities to the MacArthur-Wilson equilibrium model. *American Naturalist*, 103(933): 439–454.

Calaby, J. H. 1956. The distribution and biology of the genus *Ahamitermes* (Isoptera). *Australian Journal of Zoology*, 4(2): 111–124.

——— 1960. Observations on the banded ant-eater *Myrmecobius f. fasciatus* Waterhouse (Marsupialia), with particular reference to its food habits. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 135(2): 183–207.

Caldwell, D. K., Melba C. Caldwell, and D. W. Rice. 1966. Behavior of the sperm whale, *Physeter catodon* L. In K. S. Norris, ed. (*q.v.*) *Whales, dolphins, and porpoises*, pp. 679–716.

Caldwell, L. D., and J. B. Gentry. 1965. Interactions of *Peromyscus* and *Mus* in a one-acre field enclosure. *Ecology*, 46(1,2): 189–192.

Caldwell, Melba C., and D. K. Caldwell. 1966. Epimeletic (care-giving) behavior in Cetacea. In K. S. Norris, ed. (*q.v.*) *Whales, dolphins, and porpoises*, pp. 755–788.

——— 1972. Behavior of marine mammals: sense and communication. In S. H. Ridgway, ed. (*q.v.*), *Mammals of the sea: biology and medicine*, pp. 419–502.

Calhoun, J. B. 1962a. *The ecology and sociology of the Norway rat.* U.S. Department of Health, Education, and Welfare, Public Health Service Document no. 1008. Superintendent of Documents, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C. viii + 288 pp.

——— 1962b. Population density and social pathology. *Scientific American*, 206(2) (February): 139–148.

——— 1971. Space and the strategy of life. In A. H. Esser, ed. (*q.v.*), *Behavior and environment: the use of space by animals and men*, pp. 329–387.

Callow, R. K., J. R. Chapman, and Patricia N. Paton. 1964. Pheromones of the honeybee: chemical studies of the mandibular gland secretion of the queen. *Journal of Apicultural Research*, 3(2): 77–89.

Campbell, B. G., ed. 1972. *Sexual selection and the descent of man 1871–1971.* Aldine Publishing Co., Chicago. x + 378 pp.

Campbell, D. T. 1972. On the genetics of altruism and the counter-hedonic components in human culture. *Journal of Social Issues*, 28(3): 21–37.

Camus, A. 1955. *The myth of Sisyphus.* Vintage Books, Alfred A. Knopf, New York. viii + 151 pp.

Candland, D. K., and A. I. Leshner. 1971. Formation of squirrel monkey dominance order is correlated with endocrine output. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 52(4): 54.

Capranica, R. R. 1968. The vocal repertoire of the bullfrog (*Rana catesbeiana*). *Behaviour*, 31(3): 302–325.

Carl, E. A. 1971. Population control in arctic ground squirrels. *Ecology*, 52(3): 395–413.

Carne, P. B. 1966. Primitive forms of social behaviour, and their significance in the ecology of gregarious insects. *Proceedings of the Ecological Society of Australia*, 1: 75–78.

Carneiro, R. L. 1970. A theory of the origin of the state. *Science*, 169: 733–738.

Carpenter, C. C. 1971. Discussion of Session I: Territoriality and dominance. In A. H. Esser, ed. (*q.v.*), *Behavior and environment: the use of space by animals and men*, pp. 46–47.

Carpenter, C. R. 1934. A field study of the behavior and social relations of howling monkeys. *Comparative Psychology Monographs*, 10(2): 1–168.

——— 1935. Behavior of red spider monkeys in Panama. *Journal of Mammalogy*, 16(3): 171–180.

——— 1940. A field study in Siam of the behavior and social relations of the gibbon (*Hylobates lar*). *Comparative Psychology Monographs*, 16(5): 1–212.

——— 1942a. Sexual behavior of free ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*): II, periodicity of estrus, homosexual, autoerotic and nonconformist behavior. *Journal of Comparative Psychology*, 33(1): 143–162.

——— 1942b. Characteristics of social behavior in non-human primates. *Transactions of the New York Academy of Sciences*, 2d ser., 4(8): 248–258.

——— 1952. Social behavior of non-human primates. In P.-P. Grassé, ed. (*q.v.*), *Structure et physiologie des sociétés animales*, pp. 227-246.

——— 1954. Tentative generalizations on the grouping behavior of non-human primates. *Human Biology*, 26(3): 269–276.

——— 1965. The howlers of Barro Colorado Island. In I. DeVore, ed. (*q.v.*), *Primate behavior: field studies of monkeys and apes*, pp. 250–291.

——— ed. 1973. *Behavioral regulators of behavior in primates.* Bucknell University Press, Lewisburg, Pa. 303 pp.

Carr, A., and H. Hirth. 1961. Social facilitation in green turtle siblings. *Animal Behaviour*, 9(1,2): 68–70.

Carr, A., and L. Ogren. 1960. The ecology and migrations of sea turtles: 4, the green turtle in the Caribbean Sea. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 121(1): 1–48.

Carr, W. J., R. D. Martorano, and L. Krames. 1970. Responses of mice to odors associated with stress. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 71(2): 223–228.

Carrick, R. 1963. Ecological significance of territory in the Australian magpie, *Gymnorhina tibicen. Proceedings of the Thirteenth International Ornithological Congress*, 2: 740–753.

Carrick, R., S. E. Csordas, Susan E. Ingham, and K. Keith. 1962. Studies on the southern elephant seal, *Mirounga leonina* (L.), III, IV. *C.S.I.R.O. Wildlife Research, Canberra, Australia*, 7(2): 119–197.

Cartmill, M. 1974. Rethinking primate origins. *Science*, 184: 436–443.

Castle, G. B. 1934. The damp-wood termites of western United States, genus *Zootermopsis* (formerly, *Termopsis*). In C. A. Kofoid et al., eds. (*q.v.*), *Termites and termite control*, pp. 273–310.

Castoro, P. L., and A. M. Guhl. 1958. Pairing behavior related to aggressiveness and territory. *Wilson Bulletin*, 70(1): 57–69.

Caughley, G. 1964. Social organization and daily activity of the red kangaroo and the grey kangaroo. *Journal of Mammalogy*, 45(3): 429–436.

Cavalli-Sforza, L. L. 1971. Similarities and dissimilarities of sociocultural and biological evolution. In F. R. Hodson, D. G. Kendall, and P. Tautu, eds., *Mathematics in the archaeological and historical sciences*, pp. 535–541. Edinburgh University Press, Edinburgh. vii + 565 pp.

Cavalli-Sforza, L. L., and W. F. Bodmer. 1971. *The genetics of human populations.* W. H. Freeman, San Francisco. xvi + 965 pp.

Cavalli-Sforza, L. L., and M. W. Feldman. 1973. Models for cultural inheritance: I, group mean and within group variation. *Theoretical Population Biology*, 4(1): 42–55.

Chagnon, N. A. 1968. *Yanomamö: the fierce people.* Holt, Rinehart and Winston, New York. xviii + 142 pp.

Chalmers, N. R. 1968. The social behaviour of free living mangabeys in Uganda. *Folia Primatologica*, 8(3,4): 263–281.

——— 1972. Comparative aspects of early infant development in some captive cercopithecines. In F. E. Poirier, ed. (*q.v.*), *Primate socialization*, pp. 63–82.

Chalmers, N. R., and Thelma E. Rowell. 1971. Behaviour and female reproductive cycles in a captive group of mangabeys. *Folia Primatologica*, 14(1): 1–14.
Chance, M. R. A. 1955. The sociability of monkeys. *Man*, 55(176): 162–165.
——— 1961. The nature and special features of the instinctive social bond of primates. In S. L. Washburn, ed. (*q.v.*), *Social life of early man*, pp. 17–33.
——— 1962. Social behaviour and primate evolution. In M. F. Ashley Montagu, ed., *Culture and the evolution of man*, pp. 84–130. Oxford University Press, New York. xiii + 376 pp.
——— 1967. Attention structure as the basis of primate rank orders. *Man*, 2(4): 503–518.
Chance, M. R. A., and C. J. Jolly. 1970. *Social groups of monkeys, apes and men*. E. P. Dutton, New York. 224 pp.
Charles-Dominique, P. 1971. Eco-ethologie des prosimiens du Gabon. *Biologia Gabonica*, 7(2): 121–228.
——— 1972. Ecologie et vie sociale de *Galago demidovii* (Fischer 1808; Prosimii). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, supplement 9: 7–42.
Charles-Dominique, P., and C. M. Hladik. 1971. Le *Lepilemur* du Sud de Madagascar: *écologie*, alimentation et vie sociale. *La Terre et la Vie*, 118(1): 3–66.
Charles-Dominique, P., and R. D. Martin. 1970. Evolution of lorises and lemurs. *Nature, London*, 227 (5255): 257–260.
——— 1972. Behaviour and ecology of nocturnal prosimians. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, supplement 9. 91 pp.
Chase, I. D. 1973. A working paper on explanations of hierarchy in animal societies. (Unpublished manuscript, cited by permission of the author.)
——— 1974. Models of hierarchy formation in animal societies. *Behavioral Science*. (In press.)
Chauvin, R. 1960. Les substances actives sur le comportement à l'intérieur de la ruche. *Annales de l'Abeille*, 3(2): 185–197.
——— ed. 1968. *Traité de biologie de l'abeille*, 5 vols. Vol. 1, *Biologie et physiologie générales*. xvi + 547 pp. Vol. 2, *Systéme nerveux, comportement et régulations sociales*. viii + 566 pp. Vol. 3, *Les produits de la ruche*. viii + 400 pp. Vol. 4, *Biologie appliquée*. viii + 434 pp. Vol. 5, *Histoire, ethnographie et folklore*. viii + 152 pp. Masson et Cie, Paris.
Chauvin, R., and C. Noirot, eds. 1968. *L'effet de groupe chez les animaux*. Colloques Internationaux no. 173. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris. 390 pp.
Cheetham, A. H. 1973. Study of cheilostome polymorphism using principal components analysis. In G. P. Larwood, ed. (*q.v.*), *Living and fossil Bryozoa: recent advances in research*, pp. 385–409.
Chepko, Bonita Diane. 1971. A preliminary study of the effects of play deprivation on young goats. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 28(5): 517–526.
Cherrett, J. M. 1972. Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in tropical rain forest. *Journal of Animal Ecology*, 41: 647–660.
Cherry, C. 1957. *On human communication*. John Wiley & Sons, New York. xvi + 333 pp.
Chiang, H. C., and O. Stenroos. 1963. Ecology of insect swarms: II, occurrence of swarms of *Anarete* sp. under different field conditions (Cecidomyiidae, Diptera). *Ecology*, 44(3): 598–600.
Chitty, D. 1967a. The natural selection of self-regulatory behaviour in animal populations. *Proceedings of the Ecological Society of Australia*, 2: 51–78.
——— 1967b. What regulates bird populations? *Ecology*, 48(4): 698–701.
Chivers, D. J. 1969. On the daily behaviour and spacing of free-ranging howler monkey groups. *Folia Primatologica*, 10(1): 48–102.
——— 1973. An introduction to the socio-ecology of Malayan forest primates. In R. P. Michael and J. H. Crook, eds. (*q.v.*), *Comparative ecology and behaviour of primates*, pp. 101–146.
Chomsky, N. 1957. *Syntactic structures*. Mouton, The Hague. 118 pp.
——— 1972. *Language and mind*, enlarged ed. Harcourt, Brace, Jovanovich, New York. xii + 194 pp.
Christen, Anita. 1974. Fortpflanzungsbiologie und Verhalten bei *Cebuella pygmaea* und *Tamarin tamarin* (Primates, Platyrrhina, Callithricidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, supplement 14. 79 pp.
Christian, J. J. 1955. Effect of population size on the adrenal glands and reproductive organs of male mice. *American Journal of Physiology*, 182(2): 292–300.
——— 1961. Phenomena associated with population density. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, 47(4): 428–449.
——— 1968. Endocrine-behavioral negative feed-back responses to increased population density. In R. Chauvin and C. Noirot, eds. (*q.v.*), *L'effet de groupe chez les animaux*, pp. 289–322.
——— 1970. Social subordination, population density, and mammalian evolution. *Science*, 168: 84–90.
Christian, J. J., and D. E. Davis. 1964. Endocrines, behavior, and population. *Science*, 146: 1550–1560.
Clark, Eugenie. 1972. The Red Sea's garden of eels. *National Geographic*, 142(5) (November): 724–735.
Clark, L. R., P. W. Geier, R. D. Hughes, and R. F. Morris. 1967. *The ecology of insect populations in theory and practice*. Methuen, London. xiv + 232 pp.
Clarke, T. A. 1970. Territorial behavior and population dynamics of a pomacentrid fish, the garibaldi, *Hypsypops rubicunda*. *Ecological Monographs*, 40(2): 189–212.
Clausen, C. P. 1940. *Entomophagous insects*. McGraw-Hill Book Co., New York. x + 688 pp.
Clausen, J. A., ed. 1968. *Socialization and society*. Little, Brown, Boston. xvi + 400 pp.
Clausewitz, C. von. 1960. *Principles of war*, trans. by H. W. Gatzke from the Appendix of *Vom Kriege*, 1832. Stackpole Co., Harrisburg, Pa. iv + 82 pp.
Clemente, Carmine D., and D. B. Lindsley, eds. 1967. *Brain function*, vol. 5, *Aggression and defense: neural mechanisms and social patterns*. University of California Press, Berkeley. xv + 361 pp.
Cleveland, L. R., S. R. Hall, Elizabeth P. Sanders, and Jane Collier. 1934.

The wood-feeding roach *Cryptocercus*, its Protozoa, and the symbiosis between Protozoa and roach. *Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences*, 17(2): 185–342.
Clough, G. C. 1971. Behavioral responses of Norwegian lemmings to crowding. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 52(4): 38.
——— 1972. Biology of the Bahaman hutia, *Geocapromys ingrahami. Journal of Mammalogy*, 53(4): 807–823.
Coates, A. G., and W. A. Oliver, Jr. 1973. Coloniality in zoantharian corals. In R. S. Boardman, A. H. Cheetham, and W. A. Oliver, Jr., eds. (*q.v.*), *Animal colonies: development and function through time*, pp. 3–27.
Cody, M. L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution*, 20(2): 174–184.
——— 1969. Convergent characteristics in sympatric species: a possible relation to interspecific competition and aggression. *Condor*, 71(3): 223–239.
——— 1971. Finch flocks in the Mohave Desert. *Theoretical Population Biology*, 2(2): 142–158.
——— 1974. *Competition and the structure of bird communities*. Princeton University Press, Princeton, N.J. x + 318 pp.
Cody, M. L., and J. H. Brown. 1970. Character convergence in Mexican finches. *Evolution*, 24(2): 304–310.
Coe, M. J. 1962. Notes on the habits of the Mount Kenya hyrax (*Procavia johnstoni mackinderi* Thomas). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 138(4): 639–644.
——— 1967. Co-operation of three males in nest construction by *Chiromantis rufescens* Gunther (Amphibia: Rhacophoridae). *Nature, London*, 214(5083): 112–113.
Cohen, D. 1967. Optimization of seasonal migratory behaviour. *American Naturalist*, 101(917): 1–17.
Cohen, J. E. 1969a. Grouping in a vervet monkey troop. *Proceedings of the Second International Congress of Primatology, Atlanta, Georgia (U.S.A.), 1968*, 1: 274–278.
——— 1969b. Natural primate troops and a stochastic population model. *American Naturalist*, 103(933): 455–477.
——— 1971. *Casual groups of monkeys and men: stochastic models of elemental social systems*. Harvard University Press, Cambridge. xiii + 175 pp.
Cole, A. C. 1968. *Pogonomyrmex harvester ants: a study of the genus in North America*. University of Tennessee Press, Knoxville. x + 222 pp.
Cole, L. C. 1954. The population consequences of life history phenomena. *Quarterly Review of Biology*, 29(2): 103–137.
Collias, N. E. 1943. Statistical analysis of factors which make for success in initial encounters between hens. *American Naturalist*, 77(773): 519–538.
——— 1950. Social life and the individual among vertebrate animals. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 51(6): 1076–1092.
Collias, N. E., and Elsie C. Collias. 1967. A field study of the red jungle fowl in north-central India. *Condor*, 69(4): 360–386.
——— 1969. Size of breeding colony related to attraction of mates in a tropical passerine bird. *Ecology*, 50(3): 481–488.
Collias, N. E., Elsie C. Collias, D. Hunsaker, and Lory Minning. 1966. Locality fixation, mobility and social organization within an unconfined population of red jungle fowl. *Animal Behaviour*, 14(4): 550–559.
Collias, N. E., and L. R. Jahn. 1959. Social behavior and breeding success in Canada geese (*Branta canadensis*) confined under semi-natural conditions. *Auk*, 76(4): 478–509.
Collias, N. E., and C. H. Southwick. 1952. A field study of population density and social organization in howling monkeys. *Proceedings of the American Philosophical Society, Philadelphia*, 96(2): 143–156.
Collias, N. E., J. K. Victoria, and R. J. Shallenberger. 1971. Social facilitation in weaverbirds: importance of colony size. *Ecology*, 52(2): 823–828.
Colombel, P. 1970a. Recherches sur la biologie et l'éthologie d'*Odontomachus haematodes* L. (Hym. Formicoïdea Poneridae): étude des populations dans leur milieu naturel. *Insectes Sociaux*, 17(3): 183–198.
——— 1970b. Recherches sur la biologie et l'éthologie d'*Odontomachus haematodes* L. (Hym. Formicoïdea Poneridae): biologie des reines. *Insectes Sociaux*, 17(3): 199–204.
Comfort, A. 1971. Likelihood of human pheromones. *Nature, London*, 230(5294): 432–433, 479.
Conder, P. J. 1949. Individual distance. *Ibis*, 91(4): 649–655.
Connell, J. H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus. Ecology*, 42(4): 710–723.
——— 1963. Territorial behavior and dispersion in some marine invertebrates. *Researches on Population Ecology*, 5(2): 87–101.
Cook, S. F., and K. G. Scott. 1933. The nutritional requirements of *Zootermopsis* (*Termopsis*) *angusticollis. Journal of Cellular and Comparative Physiology*, 4(1): 95–110.
Cooper, K. W. 1957. Biology of eumenine wasps: V, digital communication in wasps. *Journal of Experimental Zoology*, 134(3): 469–509.
Corliss, J. O. 1961. *The ciliated Protozoa: characterization, classification, and guide to the literature*. Pergamon, New York. 310 pp.
Corning, W. C., J. A. Dyal, and A. O. D. Willows, eds. 1973. *Invertebrate learning*, 2 vols. Vol. 1, *Protozoans through annelids*. xvii + 296 pp. Vol. 2, *Arthropods and gastropod mollusks*. xiii + 284 pp. Plenum Press, New York.
Cott, H. B. 1957. *Adaptive coloration in animals*. Methuen, London. xxxii + 508 pp.
Coulson, J. C. 1966. The influence of the pair-bond and age on the breeding biology of the kittiwake gull *Rissa tridactyla. Journal of Animal Ecology*, 35(2): 269–279.
Coulson, J. C., and E. White. 1956. A study of colonies of the kittiwake *Rissa tridactyla* (L.). *Ibis*, 98(1): 63–79.
——— 1960. The effect of age and density of breeding birds on the time of breeding of the kittiwake *Rissa tridactyla. Ibis*, 102(1): 71–86.
Count, E. W. 1958. The biological basis of human sociality. *American Anthropologist*, 60(6): 1049–1085.
Cousteau, J.-Y., and P. Diolé. 1972. Killer whales have fearsome teeth and

a strange gentleness to man. *Smithsonian*, 3(3) (June): 66–73. (Reprinted in modified form from J.-Y. Cousteau, *The whale: mighty monarch of the sea*, Doubleday, Garden City, N.Y., 1972.)

Cowdry, E. V., ed. 1930. *Human biology and racial welfare*. Hoeber, New York. 612 pp.

Craig, G. B. 1967. Mosquitoes: female monogamy induced by male accessory gland substance. *Science*, 156: 1499–1501.

Craig, J. V., and A. M. Guhl. 1969. Territorial behavior and social interactions of pullets kept in large flocks. *Poultry Science*, 48(5): 1622–1628.

Craig, J. V., L. L. Ortman, and A. M. Guhl. 1965. Genetic selection for social dominance ability in chickens. *Animal Behaviour*, 13(1): 114–131.

Crane, Jocelyn. 1949. Comparative biology of salticid spiders at Rancho Grande, Venezuela: IV, an analysis of display. *Zoologica, New York*, 34(4): 159–214.

——— 1957. Imaginal behavior in butterflies of the family Heliconiidae: changing social patterns and irrelevant actions. *Zoologica, New York*, 42(4): 135–145.

Creighton, W. S. 1953. New data on the habits of *Camponotus* (*Myrmaphaenus*) *ulcerosus* Wheeler. *Psyche, Cambridge*, 60(2): 82–84.

Creighton, W. S., and R. H. Crandall. 1954. New data on the habits of *Myrmecocystus melliger* Forel. *Biological Review, City College of New York*, 16(1): 2–6.

Creighton, W. S., and R. E. Gregg. 1954. Studies on the habits and distribution of *Cryptocerus texanus* Santschi (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche, Cambridge*, 61(2): 41–57.

Crisler, Lois. 1956. Observations of wolves hunting caribou. *Journal of Mammalogy*, 37(3): 337–346.

Crisp, D. J., and P. S. Meadows. 1962. The chemical basis of gregariousness in cirripedes. *Proceedings of the Royal Society*, ser. B, 156: 500–520.

Crook, J. H. 1961. The basis of flock organisation in birds. In W. H. Thorpe and O. L. Zangwill, eds. (*q.v.*), *Current problems in animal behaviour*, pp. 125–149.

——— 1964. The evolution of social organization and visual communication in the weaver birds (Ploceinae). *Behaviour*, supplement 10. 178 pp.

——— 1965. The adaptive significance of avian social organizations. *Symposia of the Zoological Society of London*, 14: 181–218.

——— 1966. Gelada baboon herd structure and movement: a comparative report. *Symposia of the Zoological Society of London*, 18:237–258.

——— 1970a. Introduction—social behaviour and ethology. In J. H. Crook, ed. (*q.v.*), *Social behaviour in birds and mammals: essays on the social ethology of animals and man*, pp. xxi–xl.

——— 1970b. The socio-ecology of primates. In J. H. Crook, ed. (*q.v.*), *Social behaviour in birds and mammals: essays on the social ethology of animals and man*, pp. 103–166.

——— ed. 1970c. *Social behaviour in birds and mammals: essays on the social ethology of animals and man*. Academic Press, New York. xl + 492 pp.

——— 1971. Sources of cooperation in animals and man. In J. F. Eisenberg and W. S. Dillon, eds. (*q.v.*), *Man and beast: comparative social behaviour*, pp. 237–272.

——— 1972. Sexual selection, dimorphism, and social organization in the primates. In B. G. Campbell, ed. (*q.v.*), *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971*, pp. 231–281.

Crook, J. H., and P. Aldrich-Blake. 1968. Ecological and behavioural contrasts between sympatric ground dwelling primates in Ethiopia. *Folia Primatologica*, 8(3,4): 192–227.

Crook, J. H., and P. A. Butterfield. 1970. Gender role in the social system of quelea. In J. H. Crook, ed. (*q.v.*), *Social behaviour in birds and mammals: essays on the social ethology of animals and man*, pp. 211–248.

Crook, J. H., and J. S. Gartlan. 1966. Evolution of primate societies. *Nature, London*, 210(5042): 1200–1203.

Crovello, T. J., and C. S. Hacker. 1972. Evolutionary strategies in life table characteristics among feral and urban strains of *Aedes aegypti* (L.). *Evolution*, 26(2): 185–196.

Crow, J. F., and M. Kimura. 1965. Evolution in sexual and asexual populations. *American Naturalist*, 99(909): 439–450.

——— 1970. *An introduction to population genetics theory*. Harper & Row, New York. xiv + 591 pp.

Crow, J. F., and A. P. Mange. 1965. Measurement of inbreeding from the frequency of marriages between persons of the same surname. *Eugenics Quarterly*, 12: 199–203.

Crowcroft, P. 1957. *The life of the shrew*. Max Reinhardt, London. viii + 166 pp.

Crystal, D. 1969. *Prosodic systems and intonation in English*. Cambridge University Press, London. viii + 381 pp.

Cullen, Esther. 1957. Adaptations in the kittiwake to cliff-nesting. *Ibis*, 99(2): 275–302.

Cullen, J. M. 1960. Some adaptations in the nesting behaviour of terns. *Proceedings of the Twelfth International Ornithological Congress, Helsinki*, 1: 153–157.

Curio, E. 1963. Probleme des Feinderkennens bei Vögeln. *Proceedings of the Thirteenth International Ornithological Congress, Ithaca, New York*, 1: 206–239.

Curtis, Helena. 1968a. *Biology*. Worth Publishers, New York. 854 pp.

——— 1968b. *The marvelous animals: an introduction to the Protozoa*. Natural History Press, Garden City, N.Y. xvi + 189 pp.

Curtis, H. J. 1971. Genetic factors in aging. *Advances in Genetics*, 16: 305–325.

Curtis, R. F., J. A. Ballantine, E. B. Keverne, R. W. Bonsall, and R. P. Michael. 1971. Identification of primate sexual pheromones and the properties of synthetic attractants. *Nature, London*, 232(5310): 396–398.

Daanje, A. 1950. On locomotory movements in birds and the intention movements derived from them. *Behaviour*, 3(1): 48–98.

Dagg, Anne I., and D. E. Windsor. 1971. Olfactory discrimination limits in gerbils. *Canadian Journal of Zoology*, 49(3): 283–285.

Dahl, E., H. Emanuelsson, and C. von Mecklenburg. 1970. Pheromone

transport and reception in an amphipod. *Science*, 170: 739–740.

Dahlberg, G. 1947. *Mathematical methods for population genetics.* S. Karger, New York. 182 pp.

Dalke, P. D., D. B. Pyrah, D. C. Stanton, J. E. Crawford, and E. Schlatterer. 1963. Ecology, productivity, and management of sage grouse in Idaho. *Journal of Wildlife Management*, 27(4): 810–841.

Dambach, M. 1963. Vergleichende Untersuchungen über das Schwarmverhalten von *Tilapia*-Jungfischen (Cichlidae, Teleostei). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20(3): 267–296.

Dane, B., and W. G. Van der Kloot. 1964. An analysis of the display of the goldeneye duck (*Bucephala clangula* [L.]). *Behaviour*, 22(3,4): 282–328.

Dane, B., C. Walcott, and W. H. Drury. 1959. The form and duration of the display actions of the goldeneye (*Bucephala clangula*). *Behaviour*, 14(4): 265–281.

Darling, F. F. 1937. *A herd of red deer.* Oxford University Press, London. x + 215 pp. (Reprinted as a paperback, Doubleday, Garden City, N.Y., 1964. xiv + 226 pp.)

——— 1938. *Bird flocks and the breeding cycle: a contribution to the study of avian sociality.* Cambridge University Press, Cambridge. x + 124 pp.

Darlington, C. D. 1969. *The evolution of man and society.* Simon and Schuster, New York. 753 pp.

Darlington, P. J. 1971. Interconnected patterns of biogeography and evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, 68(6): 1254–1258.

Dart, R. A. 1949. The predatory implemental technique of *Australopithecus. American Journal of Physical Anthropology*, n.s. 7: 1–38.

——— 1953. The predatory transition from ape to man. *International Anthropological and Linguistic Review*, 1(4): 201–213.

——— 1956. Cultural status of the South African man-apes. *Report of the Smithsonian Institution, Washington, D.C., 1955*, pp. 317–338.

Darwin, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*, 2 vols. Appleton, New York. Vol. 1: vi + 409 pp.; vol. 2: viii + 436 pp.

Dasmann, R. F., and R. D. Taber. 1956. Behavior of Columbian black-tailed deer with reference to population ecology. *Journal of Mammalogy*, 37(2): 143–164.

Davenport, R. K. 1967. The orang-utan in Sabah. *Folia Primatologica*, 5(4): 247–263.

Davis, D. E. 1942. The phylogeny of social nesting habits in the Crotophaginae. *Quarterly Review of Biology*, 17(2): 115–134.

——— 1946. A seasonal analysis of mixed flocks of birds in Brazil. *Ecology*, 27(2): 168–181.

——— 1957. Aggressive behavior in castrated starlings. *Science*, 126: 253.

——— 1958. The role of density in aggressive behaviour of house mice. *Animal Behaviour*, 6(3,4): 207–210.

——— 1964. The physiological analysis of aggressive behavior. In W. Etkin, ed. (*q.v.*), *Social behavior and organization among vertebrates*, pp. 53–74.

Davis, J. A., Jr. 1965. A preliminary report of the reproductive behavior of the small Malayan chevrotain, *Tragulus javanicus*, at New York Zoo. *International Zoo Yearbook*, 5: 42–48.

Davis, R. B., C. F. Herreid, and H. L. Short. 1962. Mexican free-tailed bat in Texas. *Ecological Monographs*, 32(4): 311–346.

Davis, R. M. 1972. Behavior of the Vlei rat, *Otomys irroratus. Zoologica Africana*, 7: 119–140.

Davis, R. T., R. W. Leary, Mary D. C. Smith, and R. F. Thompson. 1968. Species differences in the gross behaviour of nonhuman primates. *Behaviour*, 31(3,4): 326–338.

Davis, W. H., R. W. Barbour, and M. D. Hassell. 1968. Colonial behavior of *Eptesicus fuscus. Journal of Mammalogy*, 49(1): 44–50.

Deag, J. M. 1973. Intergroup encounters in the wild Barbary macaque *Macaca sylvanus* L. In R. P. Michael and J. H. Crook, eds. (*q.v.*), *Comparative ecology and behaviour of primates*, pp. 315–373.

Deag, J. M., and J. H. Crook. 1971. Social behaviour and "agonistic buffering" in the wild Barbary macaque *Macaca sylvana* L. *Folia Primatologica*, 15(3,4): 183–200.

Deegener, P. 1918. *Die Formen der Vergesellschaftung im Tierreiche: ein systematisch-soziologischer Versuch.* Veit, Leipzig. 420 pp.

DeFries, J. C., and G. E. McClearn. 1970. Social dominance and Darwinian fitness in the laboratory mouse. *American Naturalist*, 104(938): 408–411.

Delage-Darchen, Bernadette. 1972. Une fourmi de Côte-d'Ivoire: *Melissotarsus titubans* Del., n. sp. *Insectes Sociaux*, 19(3): 213–226.

Deleurance, É.-P. 1948. Le comportement reproducteur est indépendant de la présence des ovaires chez *Polistes* (Hyménoptères Vespides). *Compte Rendu de l'Académie des Sciences, Paris*, 227(17): 866–867.

——— 1952. Le polymorphisme social et son déterminisme chez les Guêpes. In P.-P. Grassé, ed. (*q.v.*), *Structure et physiologie des sociétés animales*, pp. 141–155.

——— 1957. Contribution à l'étude biologique des *Polistes* (Hyménoptères Vespoides): I, l'activité de construction. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, 11th ser., 19(1,2): 91–222.

Deligne, J. 1965. Morphologie et fonctionnement des mandibules chez les soldats des termites. *Biologia Gabonica*, 1(2): 179–186.

Denenberg, V. H., ed. 1972. *The development of behavior.* Sinauer Associates, Sunderland, Mass. ix + 483 pp.

Denenberg, V. H., and K. M. Rosenberg. 1967. Nongenetic transmission of information. *Nature, London*, 216(5115): 549–550.

Denes, P. B., and E. N. Pinson. 1973. *The speech chain: the physics and biology of spoken language*, rev. ed. Anchor Press, Doubleday, Garden City, N.Y. xviii + 217 pp.

Denham, W. W. 1971. Energy relations and some basic properties of primate social organization. *American Anthropologist*, 73: 77–95.

Deutsch, J. A. 1957. Nest building behaviour of domestic rabbits under semi-natural conditions. *British Journal of Animal Behaviour*, 5(2): 53–54.

DeVore, B. I. 1963a. Mother-infant relations in free-ranging baboons. In Harriet L. Rheingold, ed. (*q.v.*), *Maternal behavior in mammals*, pp. 305–335.

——— 1963b. A comparison of the ecology and behavior of monkeys and apes. In S. L. Washburn, ed. (*q.v.*), *Classification and human evolution*, pp. 301–319.

——— ed. 1965. *Primate behavior: field studies of monkeys and apes.* Holt, Rinehart and Winston, New York. xiv + 654 pp.

——— 1971. The evolution of human society. In J. F. Eisenberg and W. S. Dillon, eds. (*q.v.*), *Man and beast: comparative social behavior*, pp. 297–311.

——— 1972. Quest for the roots of society. In P. R. Marler, ed. (*q.v.*), *The marvels of animal behavior*, pp. 393–408.

DeVore, B. I., and S. L. Washburn. 1960. Baboon behavior. 16-mm sound color film. University Extension, University of California, Berkeley. 30 min.

Diamond, J. M., and J. W. Terborgh. 1968. Dual singing in New Guinea birds. *Auk*, 85(1): 62–82.

Dingle, H. 1972a. Migration strategies of insects. *Science*, 175: 1327–1335.

——— 1972b. Aggressive behavior in stomatopods and the use of information theory in the analysis of animal communication. In H. E. Winn and B. L. Olla, eds., *Behavior of marine animals: current perspectives in research*, vol. 1, *Invertebrates*, pp. 126–156. Plenum Press, New York. xxix + 244 pp.

Dingle, H., and R. L. Caldwell. 1969. The aggressive and territorial behaviour of the mantis shrimp *Gonodactylus bredini* Manning (Crustacea: Stomatopoda). *Behaviour*, 33(1,2): 115–136.

Dixon, K. L. 1956. Territoriality and survival in the plain titmouse. *Condor*, 58(3): 169–182.

Dobrzański, J. 1961. Sur l'éthologie guerrière de *Formica sanguinea* Latr. (Hyménoptère, Formicidae). *Acta Biologiae Experimentalis, Warsaw*, 21: 53–73.

——— 1965. Genesis of social parasitism among ants. *Acta Biologiae Experimentalis, Warsaw*, 25(1): 59–71.

——— 1966. Contribution to the ethology of *Leptothorax acervorum* (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Biologiae Experimentalis, Warsaw*, 26(1): 71–78.

Dobzhansky, T. 1963. Anthropology and the natural sciences—the problem of human evolution. *Current Anthropology*, 4: 138, 146–148.

Dobzhansky, T., H. Levene, and B. Spassky. 1972. Effects of selection and migration on geotactic and phototactic behaviour of *Drosophila*, III. *Proceedings of the Royal Society*, ser. B, 180: 21–41.

Dobzhansky, T., R. C. Lewontin, and Olga Pavlovsky. 1964. The capacity for increase in chromosomally polymorphic and monomorphic populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Heredity*, 19(4): 597–614.

Dobzhansky, T., and Olga Pavlovsky. 1971. Experimentally created incipient species of *Drosophila*. *Nature, London*, 230(5292): 289–292.

Dobzhansky, T., and B. Spassky. 1962. Selection for geotaxis in monomorphic and polymorphic populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, 48(10): 1704–1712.

Dodson, C. H. 1966. Ethology of some bees of the tribe Euglossini (Hymenoptera: Apidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 39(4): 607–629.

Doetsch, R. N., and T. M. Cook. 1973. *Introduction to bacteria and their ecobiology*. University Park Press, Baltimore, Md. xii + 371 pp.

Donisthorpe, H. St. J. K. 1915. *British ants, their life-history and classification*. William Brendon and Son, Plymouth, England. xv + 379 pp.

Dorst, J. 1970. *A field guide to the larger mammals of Africa*. Houghton Mifflin Co., Boston. 287 pp.

Douglas-Hamilton, I. 1972. On the ecology and behaviour of the African elephant: the elephants of Lake Manyara. Ph.D. Thesis, Oriel College, Oxford University, Oxford. xiv + 268 pp.

——— 1973. On the ecology and behaviour of the Lake Manyara elephants. *East African Wildlife Journal*, 11(3,4): 401–403.

Downes, J. A. 1958. Assembly and mating in the biting Nematocera. *Proceedings of the Tenth International Congress of Entomology, Montreal, 1956*, 2: 425–434.

Downhower, J. F., and K. B. Armitage. 1971. The yellow-bellied marmot and the evolution of polygamy. *American Naturalist*, 105(944): 355–370.

Doyle, G. A., Annette Anderson, and S. K. Bearder. 1969. Maternal behaviour in the lesser bushbaby (*Galago senegalensis moholi*) under semi-natural conditions. *Folia Primatologica*, 11(3): 215–238.

Doyle, G. A., Annette Pelletier, and T. Bekker. 1967. Courtship, mating and parturition in the lesser bushbaby (*Galago senegalensis moholi*) under semi-natural conditions. *Folia Primatologica*, 7(2): 169–197.

Drabek, C. M. 1973. Home range and daily activity of the round-tailed ground squirrel, *Spermophilus tereticaudus neglectus*. *American Midland Naturalist*, 89(2): 287–293.

Dreher, J. J., and W. E. Evans. 1964. Cetacean communication. In W. N. Tavolga, ed. (*q.v.*), *Marine bio-acoustics*, pp. 373–393.

Drury, W. H., Jr. 1962. Breeding activities, especially nest building, of the yellowtail (*Ostinops decumanus*) in Trinidad, West Indies. *Zoologica, New York*, 47(1): 39–58.

Dubost, G. 1965a. Quelques renseignements biologiques sur *Potamogale velox*. *Biologia Gabonica*, 1(3): 257–272.

——— 1965b. Quelques traits remarquables du comportement de *Hyaemoschus aquaticus* (Tragulidae, Ruminantia, Artiodactyla). *Biologia Gabonica*, 1(3): 282–287.

——— 1970. L'organisation spatiale et sociale de *Muntiacus reevesi* Ogilby 1839 en semi-liberté. *Mammalia*, 34(3): 331–335.

Ducke, A. 1910. Révision des guêpes sociales polygames d'Amérique. *Annales Historico-Naturales Musei Nationales Hungarici*, 8(2): 449–544.

——— 1914. Über Phylogenie and Klassifikation der sozialen Vespiden. *Zoologische Jahrbücher, Abteilungen Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere*, 36(2,3): 303–330.

Duellman, W. E. 1966. Aggressive behavior in dendrobatid frogs. *Herpetologica*, 22(3): 217–221.

——— 1967. Social organization in the mating calls of some Neotropical anurans. *American Midland Naturalist*, 77(1): 156–163.

Dumas, P. C. 1956. The ecological relations of sympatry in *Plethodon dunni* and *Plethodon vehiculum*. *Ecology*, 37(3): 484–495.

DuMond, F. V. 1968. The squirrel monkey in a seminatural environment. In L. A. Rosenblum and R. W. Cooper, eds. (*q.v.*), *The squirrel monkey*, pp. 87–146.

Dunaway, P. B. 1968. Life history and populational aspects of the eastern harvest mouse. *American Midland Naturalist*, 79(1): 48–67.

Dunbar, M. J. 1960. The evolution of stability in marine environments: natural selection at the level of the ecosystem. *American Naturalist*, 94(875): 129–136.

——— 1972. The ecosystem as a unit of natural selection. In E. S. Deevey, ed., *Growth by intussusception: ecological essays in honor of G. Evelyn Hutchinson*, pp. 114–130. Transactions of the Academy, vol. 44. Connecticut Academy of Arts and Sciences, New Haven. 442 pp.

Dunbar, R. I. M., and M. F. Nathan. 1972. Social organization of the Guinea baboon, *Papio papio*. *Folia Primatologica*, 17(5,6): 321–334.

Dunford, C. 1970. Behavioral aspects of spatial organization in the chipmunk, *Tamias striatus*. *Behaviour*, 36(3): 215–231.

Dunn, E. R. 1941. Notes on *Dendrobates auratus*. *Copeia*, 1941, no. 2, pp. 88–93.

Eaton, R. L. 1969. Cooperative hunting by cheetahs and jackals and a theory of domestication of the dog. *Mammalia*, 33(1): 87–92.

——— 1970. Group interactions, spacing and territoriality in cheetahs. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 27(4): 481–491.

——— ed. 1973. *The world's cats*, vol. 1. World Wildlife Safari, Winston, Oreg.

Eberhard, A. 1972. Inhibition and activation of bacterial luciferase synthesis. *Journal of Bacteriology*, 109(3): 1101–1105.

Eberhard, Mary Jane West. 1969. The social biology of polistine wasps. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor*, 140: 1–101.

Eberhard, W. G. 1972. Altruistic behavior in a sphecid wasp: support for kin-selection theory. *Science*, 172: 1390–1391.

Edmondson, W. T. 1945. Ecological studies of sessile Rotatoria: II, dynamics of populations and social structures. *Ecological Monographs*, 15(2): 141–172.

Ehrlich, P. R., and Anne H. Ehrlich. 1973. Coevolution: heterotypic schooling in Caribbean reef fishes. *American Naturalist*, 107(953): 157–160.

Ehrlich, S. 1966. Ecological aspects of reproduction in nutria *Myocastor coypus* Mol. *Mammalia*, 30(1): 142–152.

Ehrman, Lee. 1964. Genetic divergence in M. Vetukhiv's experimental populations of *Drosophila pseudoobscura*: 1, rudiments of sexual isolation. *Genetical Research, Cambridge*, 5(1): 150–157.

——— 1966. Mating success and genotype frequency in *Drosophila*. *Animal Behaviour*, 14(2,3): 332–339.

Eibl-Eibesfeldt, I. 1950. Über die Jugendentwicklung des Verhaltens eines männlichen Dachses (*Meles meles* L.) unter besonderer Berücksichtigung des Spieles. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 7(3): 327–355.

——— 1953. Zur Ethologie des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 10(2): 204–254.

——— 1955. Über Symbiosen, Parasitismus und andere besondere zwischenartliche Beziehungen tropischer Meeresfische. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 12(2): 203–219.

——— 1962. Freiwasserbeobachtungen zur Deutung des Schwarmverhaltens verschiedener Fische. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 19(2): 163–182.

——— 1966. Das Verteidigen der Eiablageplätze bei der Hood-Meerechse (*Amblyrhynchus cristatus venustissimus*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 23(5): 627–631.

——— 1970. *Ethology: the biology of behavior*. Holt, Rinehart and Winston, New York. xiv + 530 pp.

Eickwort, G. C., and Kathleen R. Eickwort. 1971. Aspects of the biology of Costa Rican halictine bees: II, *Dialictus umbripennis* and adaptations of its caste structure to different climates. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 44(3): 343–373.

——— 1972. Aspects of the biology of Costa Rican halictine bees: IV, *Augochlora* (*Oxystoglossella*). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 45(1): 18–45.

——— 1973a. Aspects of the biology of Costa Rican halictine bees: V, *Augochlorella edentata* (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 46(1): 3–16.

——— 1973b. Notes on the nests of three wood-dwelling species of *Augochlora* from Costa Rica (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 46(1): 17–22.

Eimerl, S., and I. DeVore. 1965. *The primates*. Time-Life Books, Chicago. 200 pp.

Eisenberg, J. F. 1962. Studies on the behavior of *Peromyscus maniculatus gambelii* and *Peromyscus californicus parasiticus*. *Behaviour*, 19(3): 177–207.

——— 1963. The behavior of heteromyid rodents. *University of California Publications in Zoology*, 69. iv + 100 pp.

——— 1966. The social organization of mammals. *Handbuch der Zoologie*, 10(7): 1–92.

——— 1967. A comparative study in rodent ethology with emphasis on evolution of social behavior, I. *Proceedings of the United States National Museum, Washington, D.C.*, 122(3597): 1–51.

——— 1968. Behavior patterns. In J. A. King, ed. (*q.v.*), *Biology of Peromyscus* (*Rodentia*), pp. 451–495.

——— 1972. The elephant: life at the top. In P. R. Marler, ed. (*q.v.*), *The marvels of animal behavior*, pp. 191–207.

Eisenberg, J. F., and W. Dillon, eds. 1971. *Man and beast: comparative social behavior*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 401 pp.

Eisenberg, J. F., and E. Gould. 1966. The behavior of *Solenodon paradoxus* in captivity with comments on the behavior of other Insectivora. *Zoologica, New York*, 51(1): 49–58.

——— 1970. *The tenrecs: a study in mammalian behavior and evolution*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. vi + 138 pp.

Eisenberg, J. F., and Devra G. Kleiman. 1972. Olfactory communication in mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3: 1–32.
Eisenberg, J. F., and R. E. Kuehn. 1966. The behavior of *Ateles geoffroyi* and related species. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 151(8). iv + 63 pp.
Eisenberg, J. F., and M. Lockhart. 1972. An ecological reconnaissance of Wilpattu National Park, Ceylon. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 101. vi + 118 pp.
Eisenberg, J. F., N. A. Muckenhirn, and R. Rudran. 1972. The relation between ecology and social structure in primates. *Science*, 176: 863–874.
Eisenberg, R. M. 1966. The regulation of density in a natural population of the pond snail *Lymnaea elodes*. *Ecology*, 47(6): 889–906.
Eisner, T. 1957. A comparative morphological study of the proventriculus of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard*, 116(8): 439–490.
——— 1970. Chemical defense against predation in arthropods. In E. Sondheimer and J. B. Simeone, eds. (*q.v.*), *Chemical ecology*, pp. 157–217.
Eisner, T., and J. Meinwald. 1966. Defensive secretions of arthropods. *Science*, 153: 1341–1350.
Elder, W. H., and Nina L. Elder. 1970. Social groupings and primate associations of the bushbuck (*Tragelaphus scriptus*). *Mammalia*, 34(3): 356–362.
Ellefson, J. O. 1968. Territorial behavior in the common white-handed gibbon, *Hylobates lar* Linn. In Phyllis C. Jay, ed. (*q.v.*), *Primates: studies in adaptation and variability*, pp. 180–199.
Ellis, Peggy E. 1959. Learning and social aggregation in locust hoppers. *Animal Behaviour*, 7(1,2): 91–106.
Ellison, L. N. 1971. Territoriality in Alaskan spruce grouse. *Auk*, 88(3): 652–664.
Eloff, F. 1973. Ecology and behavior of the Kalahari lion. In R. L. Eaton, ed., (*q.v.*) *The world's cats*, vol. 1, pp. 90–126.
Emerson, A. E. 1938. Termite nests—a study of the phylogeny of behavior. *Ecological Monographs*, 8(2): 247–284.
——— 1956a. Regenerative behavior and social homeostasis in termites. *Ecology*, 37(2): 248–258.
——— 1956b. Ethospecies, ethotypes, taxonomy, and evolution of *Apicotermes* and *Allognathotermes* (Isoptera, Termitidae). *American Museum Novitates*, no. 1771. 31 pp.
——— 1967. Cretaceous insects from Labrador: 3, a new genus and species of termite (Isoptera: Hodotermitidae). *Psyche, Cambridge*, 74(4): 276–289.
——— 1969. A revision of the Tertiary fossil species of the Kalotermitidae (Isoptera). *American Museum Novitates*, no. 2359. 57 pp.
——— 1971. Tertiary fossil species of the Rhinotermitidae (Isoptera), phylogeny of genera, and reciprocal phylogeny of associated Flagellata (Protozoa) and the Staphylinidae (Coleoptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 146(3): 243–303.
Emery, C. 1909. Über den Ursprung der dulotischen, parasitischen und myrmekophilen Ameisen. *Biologisches Centralblatt*, 29(11): 352–362.
Emlen, J. M. 1970. Age specificity and ecological theory. *Ecology*, 51(4): 588–601.
Emlen, J. T. 1938. Midwinter distribution of the American crow in New York State. *Ecology*, 19(2): 264–275.
——— 1940. The midwinter distribution of the crow in California. *Condor*, 42(6): 287–294.
Emlen, J. T., and G. B. Schaller. 1960. Distribution and status of the mountain gorilla (*Gorilla gorilla beringei*). *Zoologica, New York*, 45(5): 41–52.
Emlen, S. T. 1968. Territoriality in the bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Copeia*, 1968, no. 2, pp. 240–243.
——— 1971. The role of song in individual recognition in the indigo bunting. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 28(3): 241–246.
——— 1972. An experimental analysis of the parameters of bird song eliciting species recognition. *Behaviour*, 41(1,2): 130–171.
Enders, R. K. 1935. Mammalian life histories from Barro Colorado Island, Panama. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard*, 78(4): 385–502.
Erickson, J. G. 1967. Social hierarchy, territoriality, and stress reactions in sunfish. *Physiological Zoology*, 40(1): 40–48.
Erlinge, S. 1968. Territoriality of the otter *Lutra lutra* L. *Oikos*, 19(1): 81–98.
Ernst, E. 1959. Beobachtungen beim Spritzakt der *Nasutitermes*-Soldaten. *Revue Suisse de Zoologie*, 66(2): 289–295.
——— 1960. Fremde Termitenkolonien in *Cubitermes*-Nestern. *Revue Suisse de Zoologie*, 67(2): 201–206.
Errington, P. L. 1963. *Muskrat populations*. Iowa State University Press, Ames, Iowa. x + 665 pp.
Esch, H. 1967a. The evolution of bee language. *Scientific American*, 216(4) (April): 96–104.
——— 1967b. Die Bedeutung der Lauterzeugung für die Verständigung der stachellosen Bienen. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 56(2): 199–220.
——— 1967c. The sounds produced by swarming honey bees. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 56(4): 408–411.
Esch, H., Ilse Esch, and W. E. Kerr. 1965. Sound: an element common to communication of stingless bees and to dances of the honey bee. *Science*, 149: 320–321.
Eshel, I. 1972. On the neighbor effect and the evolution of altruistic traits. *Theoretical Population Biology*, 3(3): 258–277.
Espinas, A. 1878. *Des sociétés animales: étude de psychologie comparée*. Librairie Germer Ballière, Paris. (Reprinted by Stechert, Hafner, New York, 1924). 389 pp.
Espmark, Y. 1971. Mother-young relationship and ontogeny of behaviour in reindeer (*Rangifer tarandus* L.). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 29(1): 42–81.
Esser, A. H., ed. 1971. *Behavior and environment: the use of space by animals and men*. Proceedings of an international symposium held

at the 1968 meeting of the American Association for the Advancement of Science in Dallas, Texas. Plenum Press, New York. xvii + 411 pp.
Estes, R. D. 1966. Behaviour and life history of the wildebeest (*Connochaetes taurinus* Burchell). *Nature, London*, 212(5066): 999–1000.
——— 1967. The comparative behavior of Grant's and Thomson's gazelles. *Journal of Mammalogy*, 48(2): 189–209.
——— 1969. Territorial behavior of the wildebeest (*Connochaetes taurinus* Burchell, 1823). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 26(3): 284–370.
——— 1974. Social organization of the African Bovidae. In V. Geist and F. Walther, eds. (*q.v.*), *The behaviour of ungulates and its relation to management*, pp. 166–205.
——— 1975a. *The behavior of African mammals*, vol. 1, *Ungulates*. (In preparation.)
——— 1975b. *The behavior of African mammals*, vol. 2, *Carnivores*. (In preparation.)
Estes, R. D., and J. Goddard. 1967. Prey selection and hunting behavior of the African wild dog. *Journal of Wildlife Management*, 31(1): 52–70.
Etkin, W. 1954. Social behavior and the evolution of man's mental faculties. *American Naturalist*, 88(840): 129–142.
——— ed. 1964. *Social behavior and organization among vertebrates*. University of Chicago Press, Chicago. xii + 307 pp.
Ettershank, G. 1966. A generic revision of the world Myrmicinae related to *Solenopsis* and *Pheidologeton* (Hymenoptera: Formicidae). *Australian Journal of Zoology*, 14: 73–171.
Evans, H. E. 1958. The evolution of social life in wasps. *Proceedings of the Tenth International Congress of Entomology, Montreal, 1956*, 2: 449–457.
——— 1964. Observations on the nesting behavior of *Moniaecera asperata* (Fox) (Hymenoptera, Sphecidae, Crabroninae) with comments on communal nesting in solitary wasps. *Insectes Sociaux*, 11(1): 71–78.
——— 1966. *The comparative ethology and evolution of the sand wasps*. Harvard University Press, Cambridge. xvi + 526 pp.
Evans, H. E., and Mary Jane West Eberhard. 1970. *The wasps*. University of Michigan Press, Ann Arbor. vi + 265 pp.
Evans, L. T. 1951. Field study of the social behavior of the black lizard, *Ctenosaura pectinata*. *American Museum Novitates*, 1493. 26 pp.
——— 1953. Tail display in an iguanid lizard, *Liocephalus carinatus coryi*. *Copeia*, 1953, no. 1, pp. 50–54.
Evans, Mary Alice, and H. E. Evans. 1970. *William Morton Wheeler, biologist*. Harvard University Press, Cambridge. xii + 363 pp.
Evans, S. M. 1973. A study of fighting reactions in some nereid polychaetes. *Animal Behaviour*, 21(1): 138–146.
Evans, W. E., and J. Bastian. 1969. Marine mammal communication: social and ecological factors. In H. T. Andersen, ed., *The biology of marine mammals*, pp. 425–475. Academic Press, New York. 511 pp.
Ewer, Rosalie F. 1959. Suckling behaviour in kittens. *Behaviour*, 15(1,2): 146–162.
——— 1963a. The behaviour of the meerkat, *Suricata suricatta* (Schreber). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20(5): 570–607.
——— 1963b. A note on the suckling behaviour of the viverrid, *Suricata suricatta* (Schreber). *Animal Behaviour*, 11(4): 599–601.
——— 1967. The behaviour of the African giant rat (*Cricetomys gambianus* Waterhouse). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 24(1): 6–79.
——— 1968. *Ethology of mammals*. Plenum Press, New York. xiv + 418 pp.
——— 1971. The biology and behaviour of a free-living population of black rats (*Rattus rattus*). *Animal Behaviour Monographs*, 4(3): 125–174.
——— 1973. *The carnivores*. Cornell University Press, Ithaca, N.Y. xvi + 494 pp.
Ewing, L. S. 1967. Fighting and death from stress in a cockroach. *Science*, 155: 1035–1036.

Faber, W. 1967. Beiträge zur Kenntnis sozialparasitischer Ameisen: 1, *Lasius* (*Austrolasius* n.sg.) *reginae* n.sp., eine neue temporär sozialparasitische Erdameise aus Österreich (Hym. Formicidae). *Pflanzenschutz-Berichte*, 36(5–7): 73–107.
Fabricius, E., and K. Gustafson. 1953. Further aquarium observations on the spawning behaviour of the char, *Salmo alpinus* L. *Reports of the Institute of Freshwater Research, Drottningholm*, 35: 58–104.
Fady, J.-C. 1969. Les jeux sociaux: le compagnon de jeux chez les jeunes. Observations chez *Macaca irus*. *Folia Primatologica*, 11(1,2): 134–143.
Fagen, R. M. 1972. An optimal life-history strategy in which reproductive effort decreases with age. *American Naturalist*, 106(948): 258–261.
——— 1973. The paradox of play. (Unpublished manuscript.)
——— 1974. Selective and evolutionary aspects of animal play. *American Naturalist*, 108(964): 850–858.
Falconer, D. S. 1960. *Introduction to quantitative genetics*. Ronald Press, New York. x + 365 pp.
Falls, J. B. 1969. Functions of territorial song in the white-throated sparrow. In R. A. Hinde, ed. (*q.v.*), *Bird vocalizations: their relations to current problems in biology and psychology: essays presented to W. H. Thorpe*, pp. 207–232.
Fara, J. W., and R. H. Catlett. 1971. Cardiac response and social behaviour in the guinea-pig (*Cavia porcellus*). *Animal Behaviour*, 19(3): 514–523.
Farentinos, R. C. 1971. Some observations on the play behavior of the Steller sea lion (*Eumetopias jubata*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 28(4): 428–438.
Fedigan, Linda M. 1972. Roles and activities of male geladas (*Theropithecus gelada*). *Behaviour*, 41(1,2): 82–90.
Fenner, F. 1965. Myxoma virus and *Oryctolagus cuniculus*: two colonizing species. In H. G. Baker and G. L. Stebbins, eds. (*q.v.*), *The genetics of colonizing species*, pp. 485–499.
Fiedler, K. 1954. Vergleichende Verhaltensstudien an Seenadeln,

Schlangennadeln und Seepferdchen (Syngnathidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 11(3): 358–416.

Fielder, D. R. 1965. A dominance order for shelter in the spiny lobster *Jasus lalandei* (H. Milne-Edwards). *Behaviour,* 24(3,4): 236–245.

Findley, J. S. 1967. Insectivores and dermopterans. In S. Anderson and J. K. Jones, Jr., eds. (*q.v.*), *Recent mammals of the world: a synopsis of families,* pp. 87–108.

Fiscus, C. H., and K. Niggol. 1965. Observations of cetaceans off California, Oregon, and Washington. *Special Scientific Report, U.S. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service,* 498. 27 pp.

Fishelson, L. 1964. Observations on the biology and behaviour of Red Sea coral fishes. *Bulletin of the Sea Fisheries Research Station, Haifa, Israel,* 37: 11–26.

Fishelson, L., D. Popper, and N. Gunderman. 1971. Diurnal cyclic behaviour of *Pempheris oualensis* Cuv. & Val. (Pempheridae, Teleostei). *Journal of Natural History,* 5: 503–506.

Fisher, A. E. 1964. Chemical stimulation of the brain. *Scientific American,* 210(6) (June): 60–68.

Fisher, J. 1954. Evolution and bird sociality. In J. Huxley, A. C. Hardy, and E. B. Ford, eds., *Evolution as a process,* pp. 71–83. George Allen & Unwin, London. 376 pp. (Reprinted as a paperback, Collier Books, New York, 1963. 416 pp.)

Fisher, R. A. 1930. *The genetical theory of natural selection.* Clarendon Press, Oxford. xiv + 272 pp.

Flanders, S. E. 1956. The mechanisms of sex-ratio regulation in the (parasitic) Hymenoptera. *Insectes Sociaux,* 3(2): 325–334.

Flannery, K. V. 1972. The cultural evolution of civilizations. *Annual Review of Ecology and Systematics,* 3: 399–426.

Fleay, D. H. 1935. Breeding of *Dasyurus viverrinus* and general observations on the species. *Journal of Mammalogy,* 16(1): 10–16.

Floody, O. R., and D. W. Pfaff. 1974. Steroid hormones and aggressive behavior: approaches to the study of hormone-sensitive brain mechanisms for behavior. In S. H. Frazier, ed., *Aggression.* Research Publications, Association for Research in Nervous and Mental Disease, vol. 52 (1972 Symposium on Aggression). Waverly Press, Boston. (In press.)

Fodor, J., and M. Garrett. 1966. Some reflections on competence and performance. In J. Lyons and R. J. Wales, eds., *Psycholinguistic papers,* pp. 133–163. Edinburgh University Press, Edinburgh. 243 pp.

Forbes, S. A. 1906. The corn-root aphis and its attendant ant. *Bulletin, U.S. Department of Agriculture, Division of Entomology,* 60: 29–39.

Ford, E. B. 1971. *Ecological genetics,* 3d ed. Chapman & Hall, London. xx + 410 pp.

Forel A. 1874. *Les fourmis de la Suisse.* Société Helvétique des Sciences Naturelles, Zurich. iv + 452 pp.

——— 1898. La parabiose chez les fourmis. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* (Lausanne), 34(130): 380–384.

Fossey, Dian. 1972. Living with mountain gorillas. In P. R. Marler, ed. (*q.v.*), *The marvels of animal behavior,* pp. 209–229.

Foster, J. B., and A. I. Dagg. 1972. Notes on the biology of the giraffe. *East African Wildlife Journal,* 10(1): 1–16.

Fox, M. W. 1969. The anatomy of aggression and its ritualization in Canidae: a developmental and comparative study. *Behaviour,* 35(3,4): 242–258.

——— 1971. *Behaviour of wolves, dogs and related canids.* Jonathan Cape, London. 214 pp.

——— 1972. Socio-ecological implications of individual differences in wolf litters: a developmental and evolutionary perspective. *Behaviour,* 46(3,4): 298–313.

Fox, R. 1971. The cultural animal. In J. F. Eisenberg and W. S. Dillon, eds. (*q.v.*), *Man and beast: comparative social behavior,* pp. 263–296.

——— 1972. Alliance and constraint: sexual selection in the evolution of human kinship systems. In B. G. Campbell, ed. (*q.v.*), *Sexual selection and the descent of man 1871–1971,* pp. 282–331.

Frädrich, H. 1965. Zur Biologie und Ethologie des Warzenschweines (*Phacochoerus aethiopicus* Pallas), unter Berücksichtigung des Verhaltens anderer Suiden. *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 22(3): 328–374, 22(4): 375–393.

——— 1974. A comparison of behaviour in the Suidae. In V. Geist and F. Walther, eds. (*q.v.*), *The behaviour of ungulates and its relation to management,* vol. 1, pp. 133–143.

Francoeur, A. 1973. Révision taxonomique des espèces nearctiques du groupe *fusca,* genre *Formica* (Formicidae, Hymenoptera). *Memoires de la Société Entomologique du Québec,* 3: 1–316.

Frank, F. 1957. The causality of microtine cycles in Germany. *Journal of Wildlife Management,* 21(2): 113–121.

Franklin, I., and R. C. Lewontin. 1970. Is the gene the unit of selection? *Genetics,* 65(4): 707–734.

Franklin, W. L. 1973. High, wild world of the vicuña. *National Geographic,* 143(1) (January): 76–91.

——— 1974. The social behaviour of the vicuña. In V. Geist and F. Walther, eds. (*q.v.*), *The behaviour of ungulates and its relation to management,* vol. 1, pp. 477–487.

Franzisket, L. 1960. Experimentelle Untersuchung über die optische Wirkung der Streifung beim Preussenfisch (*Dascyllus aruanus*). *Behaviour,* 15(1,2): 77–81.

Fraser, A. F. 1968. *Reproductive behaviour in ungulates.* Academic Press, New York. x + 202 pp.

Free, J. B. 1955a. The behaviour of egg-laying workers of bumblebee colonies. *British Journal of Animal Behaviour,* 3(4): 147–153.

——— 1955b. The division of labour within bumblebee colonies. *Insectes Sociaux,* 2(3): 195–212.

——— 1956. A study of the stimuli which release the food begging and offering responses of worker honeybees. *British Journal of Animal Behaviour,* 4(3): 94–101.

——— 1959. The transfer of food between the adult members of a honeybee community. *Bee World,* 40(8): 193–201.

——— 1961a. The social organization of the bumble-bee colony. A lecture given to The Central Association of Bee-keepers on 18th January 1961. North Hants Printing and Publishing Co., Fleet, Hants, England. 11 pp.

——— 1961b. Hypopharyngeal gland development and division of labour in honey-bee (*Apis mellifera* L.) colonies. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London*, ser. A, 36(1–3): 5–8.

——— 1969. Influence of the odour of a honeybee colony's food stores on the behaviour of its foragers. *Nature, London*, 222(5195): 778.

Free, J. B., and C. G. Butler. 1959. *Bumblebees*. New Naturalist, Collins, London. xiv + 208 pp.

Freeland, J. 1958. Biological and social patterns in the Australian bulldog ants of the genus *Myrmecia*. *Australian Journal of Zoology*, 6(1): 1–18.

Fretwell, S. D. 1972. *Populations in a seasonal environment*. Princeton University Press, Princeton, N.J. xxiii + 217 pp.

Friedlaender, J. S. 1971. Isolation by distance in Bougainville. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, 68(4): 704–707.

Friedlander, C. P. 1965. Aggregation in *Oniscus asellus* Linn. *Animal Behaviour*, 13(2,3): 342–346.

Friedrichs, R. W. 1970. *A sociology of sociology*. Free Press, Collier-Macmillan, New York. xxxiv + 429 pp.

Frisch, K. von. 1954. *The dancing bees: an account of the life and senses of the honey bee*, trans. by Dora Ilse. Methuen, London. xiv + 183 pp.

——— 1965. *Tanzsprache und Orientierung der Bienen*. Springer-Verlag, Berlin. vii + 578 pp.

——— 1967. *The dance language and orientation of bees*, trans. by L. E. Chadwick. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge. xiv + 566 pp.

Frisch, K. von, and R. Jander, 1957. Über den Schwänzeltanz der Bienen. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 40(3): 239–263.

Frisch, K. von, and G. A. Rösch. 1926. Neue Versuche über die Bedeutung von Duftorgan und Pollenduft für die Verständigung im Bienenvolk. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 4(1): 1–21.

Frisch, O. von. 1966a. Versuche über die Herzfrequenzänderung von Jungvögeln bei Fütterungs- und Schreckreizen. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 23(1): 52–55.

——— 1966b. Herzfrequenzänderung bei Drückreaktionen junger Nestflüchter. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 23(4): 497–500.

Fry, C. H. 1972a. The biology of African bee-eaters. *Living Bird*, 11: 75–112.

——— 1972b. The social organization of bee-eaters (Meropidae) and co-operative breeding in hot-climate birds. *Ibis*, 114(1): 1–14.

Fry, W. G., ed. 1970. *The biology of the Porifera*. Symposia of the Zoological Society of London no. 25. Academic Press, New York. xxviii + 512 pp.

Furuya, Y. 1963. On the Gagyusan troop of Japanese monkeys after the first separation. *Primates*, 4(1): 116–118.

——— 1965. Social organization of the crabeating monkey. *Folia Primatologica*, 6(3,4): 285–336.

——— 1969. On the fission of troops of Japanese monkeys: II, general view of the troop fission of Japanese monkeys. *Primates*, 10(1): 47–70.

Gadgil, M. 1971. Dispersal: population consequences and evolution. *Ecology*, 52(2): 253–261.

Gadgil, M., and W. H. Bossert. 1970. Life history consequences of natural selection. *American Naturalist*, 104(935): 1–24.

Galton, F. 1871. Gregariousness in cattle and men. *Macmillan's Magazine, London*, 23: 353.

Gander, F. F. 1929. Experiences with wood rats, *Neotoma fuscipes macrotis*. *Journal of Mammalogy*, 10(1): 52–58.

Garattini, S., and E. B. Sigg, eds. 1969. *Aggressive behaviour*. Proceedings of the Symposium on the Biology of Aggressive Behaviour, Milan, May 1968. Excerpta Medica, Amsterdam. 369 pp.

Garcia, J., B. K. McGowan, F. R. Ervin, and R. A. Koelling. 1968. Cues: their relative effectiveness as a function of the reinforcer. *Science*, 160: 794–795.

Garstang, W. 1946. The morphology and relations of the Siphonophora. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, n.s. 87(2): 103–193.

Gartlan, J. S. 1968. Structure and function in primate society. *Folia Primatologica*, 8(2): 89–120.

——— 1969. Sexual and maternal behavior of the vervet monkey, *Cercopithecus aethiops*. *Journal of Reproduction and Fertility*, supplement 6: 137–150.

——— 1970. Preliminary notes on the ecology and behavior of the drill, *Mandrillus leucophaeus* Ritgen, 1824. In J. R. Napier and P. H. Napier, eds. (*q.v.*), *Old World monkeys: evolution, systematics, and behavior*, pp. 445–480.

Gartlan, J. S., and C. K. Brain. 1968. Ecology and social variability in *Cercopithecus aethiops* and *C. mitis*. In Phyllis C. Jay, ed. (*q.v.*), *Primates: studies in adaptation and variability*, pp. 253–292.

Gaston, A. J. 1973. The ecology and behaviour of the long-tailed tit. *Ibis*, 115(3): 330–351.

Gates, D. M. 1970. Animal climates (where animals must live). *Environmental Research*, 3(2): 132–144.

Gauss, C. H. 1961. Ein Beitrag zur Kenntnis des Balzverhaltens einheimischer Molche. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 18(1): 60–66.

Gauthier-Pilters, Hilde. 1959. Einige Beobachtungen zum Droh-, Angriffs- und Kampverhalten des Dromedarhengstes, sowie über Geburt und Verhaltensentwicklung des Jungtiers, in der nordwestlichen Sahara. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 16(5): 593–604.

——— 1967. The fennec. *African Wildlife*, 21(2): 117–125.

——— 1974. The behaviour and ecology of camels in the Sahara, with special reference to nomadism and water management. In V. Geist and F. Walther, eds. (*q.v.*), *The behaviour of ungulates and its relation to management*, vol. 2, pp. 542–551.

Gautier-Hion, A. 1970. L'organisation sociale d'une bande de talapoins (*Miopithecus talapoin*) dans le nord-est du Gabon. *Folia Primatologica*, 12(2): 116–141.

——— 1973. Social and ecological features of talapoin monkey—comparisons with sympatric cercopithecines. In R. P. Michael and J. H. Crook, eds. (*q.v.*), *Comparative ecology and behaviour of primates*, pp. 147–170.

Gay, F. J. 1966. A new genus of termites (Isoptera) from Australia. *Journal of the Entomological Society of Queensland*, 5: 40–43.

Gay, F. J., and J. H. Calaby. 1970. Termites of the Australian region. In K. Krishna and Frances M. Weesner, eds. (*q.v.*), *Biology of termites*, vol. 2, pp. 393–448.

Gehlbach, F. 1971. Discussion. In A. H. Esser, ed. (*q.v.*), *Behavior and environment: the use of space by animals and men*, p. 211.

Geist, V. 1963. On the behaviour of the North American moose (*Alces alces andersoni* Peterson 1950) in British Columbia. *Behaviour*, 20(3,4): 377–416.

——— 1971a. *Mountain sheep: a study in behavior and evolution.* University of Chicago Press, Chicago. xvi + 383 pp.

——— 1971b. The relation of social evolution and dispersal in ungulates during the Pleistocene, with emphasis on the Old World deer and the genus *Bison*. *Quarternary Research*, 1(3): 283–315.

——— 1974. On the relationship of social evolution and ecology in ungulates. *American Zoologist*, 14(1): 205–220.

Geist, V., and F. Walther, eds. 1974. *The behaviour of ungulates and its relation to management*, 2 vols. IUCN Publications, n.s., no. 24. International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources, Morges, Switzerland. Vol. 1, pp. 1–511; vol. 2, pp. 512–940.

Gerking, S. D. 1953. Evidence for the concepts of home range and territory in stream fishes. *Ecology*, 34(2): 347–365.

Gersdorf, E. 1966. Beobachtungen über das Verhalten von Vogelschwärmen. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 23(1): 37–43.

Gervet, J. 1956. L'action des températures différentielles sur la monogynie fonctionnelle chez les *Polistes* (Hyménoptères Vespides). *Insectes Sociaux*, 3(1): 159–176.

——— 1962. Étude de l'effet de groupe sur la ponte dans la société polygyne de *Polistes gallicus*. *Insectes Sociaux*, 9(3): 231–263.

Getz, L. L. 1972. Social structure and aggressive behavior in a population of *Microtus pennsylvanicus*. *Journal of Mammalogy*, 53(2): 310–317.

Ghent, A. W. 1960. A study of the group-feeding behaviour of larvae of the jack pine sawfly, *Neodiprion pratti banksianae* Roh. *Behaviour*, 16(1,2): 110–148.

Ghent, R. L., and N. E. Gary. 1962. A chemical alarm releaser in honey bee stings (*Apis mellifera* L.). *Psyche, Cambridge*, 69(1): 1–6.

Ghiselin, M. T. 1969. The evolution of hermaphroditism among animals. *Quarterly Review of Biology*, 44(2): 189–208.

Gibb, J. A. 1966. Tit predation and the abundance of *Ernarmonia conicolana* (Heyl.) on Weeting Heath, Norfolk, 1962–63. *Journal of Animal Ecology*, 35(1): 43–53.

Gibson, J. B., and J. M. Thoday. 1962. Effects of disruptive selection: VI, a second chromosome polymorphism. *Heredity*, 17(1): 1–26.

Giesel, J. T. 1971. The relations between population structure and rate of inbreeding. *Evolution*, 25(3): 491–496.

Gilbert, J. J. 1963. Contact chemoreception, mating behaviour, and sexual isolation in the rotifer genus *Brachionus*. *Journal of Experimental Biology*, 40(4): 625–641.

——— 1966. Rotifer ecology and embryological induction. *Science*, 151: 1234–1237.

——— 1973. Induction and ecological significance of gigantism in the rotifer *Asplancha sieboldi*. *Science*, 181: 63–66.

Gilbert, L. E., and M. C. Singer. 1973. Dispersal and gene flow in a butterfly species. *American Naturalist*, 107(953): 58–72.

Gill, J. C., and W. Thomson. 1956. Observations on the behaviour of suckling pigs. *British Journal of Animal Behaviour*, 4(2): 46–51.

Gilliard, E. T. 1962. On the breeding behavior of the cock-of-the-rock (Aves, *Rupicola rupicola*). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 124(2): 31–68.

Ginsburg, B., and W. C. Allee. 1942. Some effects of conditioning on social dominance and subordination in inbred strains of mice. *Physiological Zoology*, 15(4): 485–506.

Glancey, B. M., C. E. Stringer, C. H. Craig, P. M. Bishop, and B. B. Martin. 1970. Pheromone may induce brood tending in the fire ant, *Solenopsis saevissima*. *Nature, London*, 226(5248): 863–864.

Glass, Lynn W., and R. V. Bovbjerg. 1969. Density and dispersion in laboratory populations of caddisfly larvae (*Cheumatopsyche*, Hydropsychidae). *Ecology*, 50(6): 1082–1084.

Goddard, J. 1967. Home range, behaviour, and recruitment rates of two black rhinoceros populations. *East African Wildlife Journal*, 5: 133–150.

——— 1973. The black rhinoceros. *Natural History*, 82(4): 58–67.

Godfrey, J. 1958. Social behaviour in four bank vole races. *Animal Behaviour*, 6(1,2): 117.

Goffman, E. 1959. *The presentation of self in everyday life.* Doubleday Anchor Books, Doubleday, Garden City, N.Y. xvi + 259 pp.

——— 1961. *Encounters: two studies in the sociology of interaction.* Bobbs-Merrill, Indianapolis. 152 pp.

——— 1969. *Strategic interaction.* University of Pennsylvania Press, Philadelphia. x + 145 pp.

Goin, C. J. 1949. The peep order in peepers: a swamp water serenade. *Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences* (Gainesville), 11(2,3): 59–61.

Goin, C. J., and Olive B. Goin. 1962. *Introduction to herpetology.* W. H. Freeman, San Francisco. 341 pp.

Goin, Olive B., and C. J. Goin. 1962. Amphibian eggs and the montane environment. *Evolution*, 16(3): 364–371.

Gompertz, T. 1961. The vocabulary of the great tit. *British Birds*, 54(10): 369–394; 54(11,12): 409–418.

Goodall, Jane, 1965. Chimpanzees of the Gombe Stream Reserve. In I. DeVore, ed. (*q.v.*), *Primate behavior: field studies of monkeys and apes*, pp. 425–481.

Gosling, L. M. 1974. The social behaviour of Coke's hartebeest (*Alcelaphus buselaphus cokei*). In V. Geist and F. Walther, eds. (*q.v.*), *The behaviour of ungulates and its relation to management*, vol. 1, pp. 488–511.

Goss-Custard, J. D. 1970. Feeding dispersion in some overwintering wading birds. In J. H. Crook, ed. (*q.v.*), *Social behaviour in birds and*

mammals: essays on the social ethology of animals and man, pp. 3–35.

Gösswald, K. 1933. Weitere Untersuchungen über die Biologie von *Epimyrma gösswaldi* Men. und Bemerkungen über andere parasitische Ameisen. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*, 144(2): 262–288.

——— 1953. Histologische Untersuchungen an den arbeiterlosen Ameise *Teleutomyrmex schneideri* Kutter (Hym. Formicidae). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 26(2): 81–128.

Gösswald, K., and W. Kloft. 1960. Neuere Untersuchungen über die sozialen Wechselbeziehungen im Ameisenvolk, durchgeführt mit Radio-Isotopen. *Zoologische Beiträge*, 5(2,3): 519–556.

Gottesman, I. I. 1968. A sampler of human behavioral genetics. *Evolutionary Biology*, 2: 276–320.

Gottschalk, L. A., S. M. Kaplan, Goldine C. Gleser, and Carolyn Winget. 1961. Variations in the magnitude of anxiety and hostility with phases of the menstrual cycle. *Psychosomatic Medicine*, 23(5): 448.

Gotwald, W. H. 1971. Phylogenetic affinity of the ant genus *Cheliomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the New York Entomological Society*, 79(3): 161–173.

Gotwald, W. H., and W. L. Brown. 1966. The ant genus *Simopelta* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche, Cambridge*, 73(4): 261–277.

Gotwald, W. H., and J. Lévieux. 1972. Taxonomy and biology of a new West African ant belonging to the genus *Amblyopone* (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 65(2): 383–396.

Gramza, A. F. 1967. Responses of brooding nighthawks to a disturbance stimulus. *Auk*, 84(1): 72–86.

Grandi, G. 1961. Studi di un entomologo sugli imenotteri superiori. *Bollettino dell'Istituto di Entomologia della Università degli studi di Bologna*, 25. 659 pp.

Grant, E. C. 1969. Human facial expression. *Man*, 4(4): 525–536.

Grant, P. R. 1966. The coexistence of two wren species of the genus *Thryothorus*. *Wilson Bulletin*, 78(3): 266–278.

——— 1968. Polyhedral territories of animals. *American Naturalist*, 102(923): 75–80.

——— 1970. Experimental studies of competitive interaction in a two-species system: II, the behaviour of *Microtus, Peromyscus* and *Clethrionomys* species. *Animal Behaviour*, 18(3): 411–426.

——— 1972. Convergent and divergent character displacement. *Biological Journal of the Linnaean Society*, 4(1): 39–68.

Grant, T. R. 1973. Dominance and association among members of a captive and a free-ranging group of grey kangaroos (*Macropus giganteus*). *Animal Behaviour*, 21(3): 449–456.

Grant, W. C., Jr. 1955. Territorialism in two species of salamanders. *Science*, 121: 137–138.

Grassé, P.-P. 1952a. *Traité de zoologie*, vol. 1, pt. 1, *Phylogenie; protozoaires: généralités, flagellés*. Masson et Cie, Paris.

——— ed. 1952b. *Structure et physiologie des sociétés animales*. Colloques Internationaux no. 34. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris. 359 pp.

——— 1959. La reconstruction du nid et les coordinations interindividuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes* sp. La théorie de la stigmergie: essai d'interprétation du comportement des termites constructeurs. *Insectes Sociaux*, 6(1): 41–83.

——— 1967. Nouvelles expériences sur le termite de Müller (*Macrotermes mülleri*) et considérations sur la théorie de la stigmergie. *Insectes Sociaux*, 14(1): 73–102.

Grassé, P.-P., and C. Noirot. 1958. Construction et architecture chez les termites champignonnistes (Macrotermitinae). *Proceedings of the Tenth International Congress of Entomology, Montreal, 1956*, 2: 515–520.

Gray, B. 1971a. Notes on the biology of the ant species *Myrmecia dispar* (Clark) (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux*, 18(2): 71–80.

——— 1971b. Notes on the field behaviour of two ant species *Myrmecia desertorum* Wheeler and *Myrmecia dispar* (Clark) (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux*, 18(2): 81–94.

Greaves, T. 1962. Studies of foraging galleries and the invasion of living trees by *Coptotermes acinaciformis* and *C. brunneus* (Isoptera). *Australian Journal of Zoology*, 10(4): 630–651.

Green, R. G., C. L. Larson, and J. F. Bell. 1939. Shock disease as the cause of the periodic decimation of the snowshoe hare. *American Journal of Hygiene*, ser. B, 30: 83–102.

Greenberg, B. 1946. The relation between territory and social hierarchy in the green sunfish. *Anatomical Record*, 94(3): 395.

——— 1947. Some relations between territory, social hierarchy, and leadership in the green sunfish (*Lepomis cyanellus*). *Physiological Zoology*, 20(3): 267–299.

Greer, A. E., Jr. 1971. Crocodilian nesting habits and evolution. *Fauna*, 2: 20–28.

Griffin, D. J. G., and J. C. Yaldwyn. 1970. Giant colonies of pelagic tunicates (*Pyrosoma spinosum*) from SE Australia and New Zealand. *Nature, London*, 226(5244): 464–465.

Groos, K. 1896. *Die Spiele der Thiere*. Gustav Fischer, Jena. xvi + 359 pp. (Translated as *The play of animals*, Appleton, New York, 1898.)

Groot, A. P. de. 1953. Protein and amino acid requirements of the honeybee (*Apis mellifica* L.). *Physiologia Comparata et Oecologia*, 3(2,3): 197–285.

Grubb, P., and P. A. Jewell. 1966. Social grouping and home range in feral Soay sheep. *Symposia of the Zoological Society of London*, 18: 179–210.

Guhl, A. M. 1950. Social dominance and receptivity in the domestic fowl. *Physiological Zoology*, 23(4): 361–366.

——— 1958. The development of social organization in the domestic chick. *Animal Behaviour*, 6(1,2): 92–111.

——— 1964. Psychophysiological interrelations in the social behavior of chickens. *Psychological Bulletin*, 61(4): 277–285.

——— 1968. Social inertia and social stability in chickens. *Animal Behaviour*, 16(2,3): 219–232.

Guhl, A. M., N. E. Collias, and W. C. Allee. 1945. Mating behavior and the social hierarchy in small flocks of white leghorns. *Physiological Zoology*, 18(4): 365–390.

Guhl, A. M., and Gloria J. Fischer. 1969. The behaviour of chickens. In E. S. E. Hafez, ed. (*q.v.*), *The behaviour of domestic animals,* pp. 515–553.

Guiglia, Delfa. 1972. *Les guêpes sociales (Hymenoptera Vespidae) d'Europe occidentale et septentrionale.* Masson et Cie, Paris. viii + 181 pp.

Guiler, E. R. 1970. Observations on the Tasmanian devil, *Sarcophilus harrisii* (Marsupalia: Dasyuridae), I, II. *Australian Journal of Zoology,* 18(1): 49–70.

Guiton, P. 1959. Socialisation and imprinting in brown leghorn chicks. *Animal Behaviour,* 7(1,2): 26–41.

Gundlach, H. 1968. Brutfürsorge, Brutpflege, Verhaltensontogenese und Tagesperiodik beim europäischen Wildschwein (*Sus scrofa* L.). *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 25(8): 955–995.

Gurney, J. H. 1913. *The Gannet: a bird with a history.* Witherby, London. li + 567 pp.

Guthrie, R. D. 1971. A new theory of mammalian rump patch evolution. *Behaviour,* 38(1,2): 132–145.

Guthrie-Smith, H. 1925. *Bird life on island and shore.* Blackwood, Edinburgh. xix + 195 pp.

Gwinner, E. 1966. Über einige Bewegungsspiele des Kolkraben (*Corvus corax* L.). *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 23(1): 28–36.

Haartman, L. von. 1954. Die Trauerfliegenschnäpper: III, die Nahrungsbiologie. *Acta Zoologica Fennica,* 83: 1–96.

——— 1956. Territory in the pied flycatcher *Muscicapa hypoleuca. Ibis,* 98(3): 460–475.

——— 1969. Nest-site and evolution of polygamy in European passerine birds. *Ornis Fennica,* 46(1): 1–12.

Haas, A. 1960. Vergleichende Verhaltsstudien zum Paarungsschwarm solitärer Apiden. *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 17(4): 402–416.

Haddow, A. J. 1952. Field and laboratory studies on an African monkey, *Cercopithecus ascanius schmidti* Matschie. *Proceedings of the Zoological Society of London,* 122(2): 297–394.

Haeckel, E. 1888. *Report on the Siphonophorae collected by H.M.S. Challenger during the years 1873–76.* Scientific Results of the Voyage of H.M.S. Challenger, Zoology, vol. 28. Eyre and Spottiswoode, London. xii + 380 pp.

Hafez, E. S. E., ed. 1969. *The behaviour of domestic animals,* 2d ed. Williams & Wilkins Co., Baltimore. xii + 647 pp.

Haga, R. 1960. Observations on the ecology of the Japanese pika. *Journal of Mammalogy,* 41(2): 200–212.

Hahn, M. E., and P. Tumolo. 1971. Individual recognition in mice: how is it mediated? *Bulletin of the Ecological Society of America,* 52(4): 53–54.

Hailman, J. P. 1960. Hostile dancing and fall territory of a color-banded mockingbird. *Condor,* 62(6): 464–468.

Haldane, J. B. S. 1932. *The causes of evolution.* Longmans, Green, London. vii + 234 pp. (Reprinted as a paperback, Cornell University Press, Ithaca, N.Y., 1966. vi + 235 pp.)

——— 1955. Animal communication and the origin of human language. *Science Progress, London,* 43(171): 385–401.

Haldane, J. B. S., and H. Spurway. 1954. A statistical analysis of communication in "Apis mellifera" and a comparison with communication in other animals. *Insectes Sociaux,* 1(3): 247–283.

Hall, E. T. 1966. *The hidden dimension.* Doubleday, Garden City, N.Y. (Reprinted as a paperback, Anchor Books, Doubleday, Garden City, N.Y., 1969. xii + 217 pp.)

Hall, J. R. 1970. Synchrony and social stimulation in colonies of the black-headed weaver *Ploceus cucullatus* and Vieillot's black weaver *Melanopteryx nigerrimus. Ibis,* 112(1): 93–104.

Hall, K. R. L. 1960. Social vigilance behaviour of the chacma baboon, *Papio ursinus. Behaviour,* 16(3,4): 261–294.

——— 1963a. Variations in the ecology of the chacma baboon (*P. ursinus*). *Symposia of the Zoological Society of London,* 10: 1–28.

——— 1963b. Tool-using performances as indicators of behavioral adaptability. *Current Anthropology,* 4(5): 479–487.

——— 1965. Social organization of the old-world monkeys and apes. *Symposia of the Zoological Society of London,* 14: 265–289.

——— 1967. Social interactions of the adult male and adult females of a patas monkey group. In S. A. Altmann, ed. (*q.v.*), *Social communication among primates,* pp. 261–280.

——— 1968a. Behaviour and ecology of the wild patas monkey, *Erythrocebus patas,* in Uganda. In Phyllis C. Jay, ed. (*q.v.*), *Primates: studies in adaptation and variability,* pp. 32–119.

——— 1968b. Experiment and quantification in the study of baboon behavior in its natural habitat. In Phyllis C. Jay, ed. (*q.v.*), *Primates: studies in adaptation and variability,* pp. 120–130.

Hall, K. R. L., and I. DeVore. 1965. Baboon social behavior. In I. DeVore, ed. (*q.v.*), *Primate behavior: field studies of monkeys and apes,* pp. 53–110.

Hall, K. R. L., and Barbara Mayer. 1967. Social interactions in a group of captive patas monkeys (*Erythrocebus patas*). *Folia Primatologica,* 5(3): 213–236.

Halle, L. J. 1971. International behavior and the prospects for human survival. In J. F. Eisenberg and W. S. Dillon, eds. (*q.v.*), *Man and beast: comparative social behavior,* pp. 353–368.

Hamilton, T. H. 1962. Species relationships and adaptations for sympatry in the avian genus *Vireo. Condor,* 64(1): 40–68.

Hamilton, T. H., and R. H. Barth, Jr. 1962. The biological significance of season change in male plumage appearance in some New World migratory bird species. *American Naturalist,* 96(888): 129–144.

Hamilton, W. D. 1964. The genetical theory of social behaviour, I, II. *Journal of Theoretical Biology,* 7(1): 1–52.

——— 1966. The moulding of senescence by natural selection. *Journal of Theoretical Biology,* 12(1): 12–45.

——— 1967. Extraordinary sex ratios. *Science,* 156: 477–488.

——— 1970. Selfish and spiteful behaviour in an evolutionary model. *Nature, London,* 228(5277): 1218–1220.

——— 1971a. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology,* 31(2): 295–311.

——— 1971b. Selection of selfish and altruistic behavior in some extreme models. In J. F. Eisenberg and W. S. Dillon, eds. (*q.v.*), *Man and beast: comparative social behavior*, pp. 57–91.

——— 1972. Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3: 193–232.

Hamilton, W. J., III, and W. M. Gilbert. 1969. Starling dispersal from a winter roost. *Ecology*, 50(5): 886–898.

Hangartner, W. 1969a. Structure and variability of the individual odor trail in *Solenopsis geminata* Fabr. (Hymenoptera, Formicidae). *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 62(1): 111–120.

——— 1969b. Carbon dioxide, a releaser for digging behavior in *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche, Cambridge*, 76(1): 58–67.

Hangartner, W., J. M. Reichson, and E. O. Wilson. 1970. Orientation to nest material by the ant, *Pogonomyrmex badius* (Latreille). *Animal Behaviour*, 18(2): 331–334.

Hanks, J., M. S. Price, and R. W. Wrangham. 1969. Some aspects of the ecology and behaviour of the defassa waterbuck (*Kobus defassa*) in Zambia. *Mammalia*, 33(3): 471–494.

Hansen, E. W. 1966. The development of maternal and infant behavior in the rhesus monkey. *Behaviour*, 27(1,2): 107–149.

Hardin, G. 1956. Meaninglessness of the word protoplasm. *Scientific Monthly*, 82(3): 112–120.

——— 1972. Population skeletons in the environmental closet. *Bulletin of the Atomic Scientists*, 28(6) (June): 37–41.

Hardy, A. C. 1960. Was man more aquatic in the past? *New Scientist*, 7: 642–645.

Harlow, H. F. 1959. The development of learning in the rhesus monkey. *American Scientist*, 47(4): 459–479.

Harlow, H. F., M. K. Harlow, R. O. Dodsworth, and G. L. Arling. 1966. Maternal behavior of rhesus monkeys deprived of mothering and peer associations in infancy. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 110(1): 58–66.

Harlow, H. F., and R. R. Zimmerman. 1959. Affectional responses in the infant monkey. *Science*, 130: 421–432.

Harrington, J. R. 1971. Olfactory communication in *Lemur fuscus*. Ph.D. thesis, Duke University, Durham, N.C. [Cited by Thelma Rowell, 1972 (*q.v.*).]

Harris, G. W., and R. P. Michael. 1964. The activation of sexual behaviour by hypothalamic implants of oestrogen. *Journal of Physiology*, 171(2): 275–301.

Harris, M. P. 1970. Territory limiting the size of the breeding population of the oystercatcher (*Haematopus ostralegus*)—a removal experiment. *Journal of Applied Ecology*, 39(3): 707–713.

Harris, V. T. 1952. An experimental study of habitat selection by prairie and forest races of the deermouse, *Peromyscus maniculatus*. *Contributions from the Laboratory of Vertebrate Biology, University of Michigan, Ann Arbor*, no. 56. 53 pp.

Harris, W. V. 1970. Termites of the Palearctic region. In K. Krishna and Frances M. Weesner, eds. (*q.v.*), *Biology of termites*, vol. 2, pp. 295–313.

Harrison, C. J. O. 1965. Allopreening as agonistic behaviour. *Behaviour*, 34(3,4): 161–209.

Harrison, G. A., and A. J. Boyce, eds. 1972. *The structure of human populations*. Clarendon Press, Oxford University Press, Oxford. xvi + 447 pp.

Hartley, P. H. T. 1949. Biology of the mourning chat in winter quarters. *Ibis*, 91(3): 393–413.

——— 1950. An experimental analysis of interspecific recognition. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 4: 313–336.

Hartman, W. D., and H. M. Reiswig. 1971. The individuality of sponges. *Abstracts with Programs, Geological Society of America*, 3(7): 593.

——— 1973. The individuality of sponges. In R. S. Boardman, A. H. Cheetham, and W. A. Oliver, Jr., eds. (*q.v.*), *Animal colonies: development and function through time*, pp. 567–584.

Hartshorne, C. 1958. Some biological principles applicable to song-behavior. *Wilson Bulletin*, 70(1): 41–56.

Harvey, P. A. 1934. Life history of *Kalotermes minor*. In C. A. Kofoid et al., eds. (*q.v.*), *Termites and termite control*, pp. 217–233.

Haskell, P. T. 1970. The hungry locust. *Science Journal* (January), pp. 61–67.

Haskins, C. P. 1939. *Of ants and men*. Prentice-Hall, New York. vii + 244 pp.

——— 1970. Researches in the biology and social behavior of primitive ants. In L. R. Aronson et al., eds. (*q.v.*), *Development and evolution of behavior: essays in memory of T. C. Schneirla*, pp. 355–388.

Haskins, C. P., and Edna F. Haskins. 1950. Notes on the biology and social behavior of the archaic ponerine ants of the genera *Myrmecia* and *Promyrmecia*. *Annals of the Entomological Society of America*, 43(4): 461–491.

——— 1951. Note on the method of colony foundation of the ponerine ant *Amblyopone australis* Erichson. *American Midland Naturalist*, 45(2): 432–445.

——— 1965. *Pheidole megacephala* and *Iridomyrmex humilis* in Bermuda—equilibrium or slow replacement? *Ecology*, 46(5): 736–740.

Haskins, C. P., and R. M. Whelden. 1954. Note on the exchange of ingluvial food in the genus *Myrmecia*. *Insectes Sociaux*, 1(1): 33–37.

Haskins, C. P., and P. A. Zahl. 1971. The reproductive pattern of *Dinoponera grandis* Roger (Hymenoptera, Ponerinae) with notes on the ethology of the species. *Psyche, Cambridge*, 78(1,2): 1–11.

Hasler, A. D. 1966. *Underwater guideposts: homing of salmon*. University of Wisconsin Press, Madison. xii + 155 pp.

——— 1971. Orientation and fish migration. *Fish Physiology*, 6: 429–510.

Hassell, M. P. 1966. Evaluation of parasite or predator responses. *Journal of Animal Ecology*, 35(1): 65–75.

Haubrich, R. 1961. Hierarchical behaviour in the South African clawed frog, *Xenopus laevis* Daudin. *Animal Behaviour*, 9(1,2): 71–76.

Hay, D. A. 1972. Recognition by *Drosophila melanogaster* of individuals from other strains or cultures: support for the role of olfactory cues in selective mating. *Evolution*, 26(2): 171–176.

Haydak, M. H. 1935. Brood rearing by honeybees confined to a pure carbohydrate diet. *Journal of Economic Entomology*, 28(4): 657–660.

——— 1945. The language of the honeybee. *American Bee Journal*, 85: 316–317.

Hazlett, B. A. 1966. Social behavior of the Paguridae and Diogenidae of Curaçao. *Studies on the Fauna of Curaçao and Other Caribbean Islands* (The Hague), 23: 1–143.

——— 1970. The effect of shell size and weight on the agonistic behavior of a hermit crab. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 27(3): 369–374.

Hazlett, B. A., and W. H. Bossert. 1965. A statistical analysis of the aggressive communications systems of some hermit crabs. *Animal Behaviour*, 13(2,3): 357–373.

Healey, M. C. 1967. Aggression and self-regulation of population size in deermice. *Ecology*, 48(3): 377–392.

Heatwole, H. 1965. Some aspects of the association of cattle egrets with cattle. *Animal Behaviour*, 13(1): 79–83.

Hediger, H. 1941. Biologische Gesetzmässigkeiten im Verhalten von Wirbeltieren. *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern, 1940*, pp. 37–55.

——— 1950. *Wildtiere in Gefangenschaft—ein Grundriss der Tiergartenbiologie*. Benno Schwabe, Basle. (Reprinted as *Wild animals in captivity: an outline of the biology of zoological gardens*, trans. by G. Sircom, Butterworth Scientific Publications, London. 207 pp.)

——— 1955. *Studies of the psychology and behaviour of captive animals in zoos and circuses*, trans. by G. Sircom. Criterion Books, New York. vii + 166 pp. (Reprinted as *The psychology and behaviour of animals in zoos and circuses*, Dover, New York, 1968. vii + 166 pp.)

Heimburger, N. 1959. Das Markierungsverhalten einiger Caniden. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 16(1): 104–113.

Heinroth, O., and Magdalena Heinroth. 1928. *Die Vögel Mitteleuropas*, vol. 3. Hugo Bermühler Verlag, Berlin-Lichterfelde. x + 286 pp.

Heldmann, G. 1936a. Ueber die Entwicklung der polygynen Wabe von *Polistes gallica* L. *Arbeiten über Physiologische und Angewandte Entomologie aus Berlin-Dahlem*, 3: 257–259.

——— 1936b. Über das Leben auf Waben mit mehreren überwinterten Weibchen von *Polistes gallica* L. *Biologisches Zentralblatt*, 56(7,8): 389–401.

Heller, H. C. 1971. Altitudinal zonation of chipmunks (*Eutamias*): interspecific aggression. *Ecology*, 52(2): 312–329.

Helm, June. 1968. The nature of Dogrib socioterritorial groups. In R. B. Lee and I. DeVore, eds. (*q.v.*), *Man the hunter*, pp. 118–125.

Helversen, D. von, and W. Wickler. 1971. Über den Duettgesang des afrikanischen Drongo *Dicrurus adsimilis* Bechstein. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 29(3): 301–321.

Hendrichs, H., and Ursula Hendrichs. 1971. *Dikdik und Elefanten*. R. Piper, Munich. 173 pp.

Hendrickson, J. R. 1958. The green sea turtle, *Chelonia mydas* (Linn.) in Malaya and Sarawak. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 130(4): 455–534.

Henry, C. S. 1972. Eggs and repagula of *Ululodes* and *Ascaloptynx* (Neuroptera: Ascalaphidae): a comparative study. *Psyche, Cambridge*, 79(1,2): 1–22.

Hensley, M. M., and J. B. Cope. 1951. Further data on removal and repopulation of the breeding birds in a spruce-fir forest community. *Auk*, 68(4): 483–493.

Hergenrader, G. L., and A. D. Hasler. 1967. Seasonal changes in swimming rates of yellow perch in Lake Mendota as measured by sonar. *Transactions of the American Fisheries Association*, 96(4): 373–382.

Herrnstein, R. J. 1971a. Quantitative hedonism. *Journal of Psychiatric Research*, 8: 399–412.

——— 1971b. I.Q. *Atlantic Monthly*, 228(3) (September): 43–64.

Hess, E. H. 1958. "Imprinting" in animals. *Scientific American*, 198(3) (March): 81–90.

Highton, R., and T. Savage. 1961. Functions of the brooding behavior in the female red-backed salamander, *Plethodon cinereus*. *Copeia*, 1961, no. 1, pp. 95–98.

Hildén, O., and S. Vuolanto. 1972. Breeding biology of the red-necked phalarope *Phalaropus lobatus* in Finland. *Ornis Fennica*, 49(3,4): 57–85.

Hill, C. 1946. Playtime at the zoo. *Zoo Life* (Zoological Society of London), 1(1): 24–26.

Hill, Jane H. 1972. On the evolutionary foundations of language. *American Anthropologist*, 74(3): 308–317.

Hill, W. C. O. 1972. *Evolutionary biology of the primates*. Academic Press, New York. x + 233 pp.

Hinde, R. A. 1952. The behaviour of the great tit (*Parus major*) and some other related species. *Behaviour*, supplement 2. x + 201 pp.

——— 1954. Factors governing the changes in strength of a partially inborn response, as shown by the mobbing behaviour of the chaffinch (*Fringilla coelebs*): I, the nature of the response, and an examination of its course. *Proceedings of the Royal Society*, ser. B, 142: 306–331.

——— 1956. The biological significance of the territories of birds. *Ibis*, 98(3): 340–369.

——— 1958. Alternative motor patterns in chaffinch song. *Animal Behaviour*, 6(3,4): 211–218.

——— ed. 1969. *Bird vocalizations: their relations to current problems in biology and psychology: essays presented to W. H. Thorpe*. Cambridge University Press, Cambridge. xvi + 394 pp.

——— 1970. *Animal behaviour: a synthesis of ethology and comparative psychology*, 2d ed. McGraw-Hill Book Co., New York. xvi + 876 pp.

——— ed. 1972. *Non-verbal communication*. Cambridge University Press, Cambridge. xiii + 423 pp.

——— 1974. *Biological bases of human social behaviour*. McGraw-Hill Book Co., New York. xvi + 462 pp.

Hinde, R. A., and Lynda M. Davies. 1972a. Changes in mother-infant relationship after separation in *Rhesus* monkeys. *Nature, London*, 239(5366): 41–42.

——— 1972b. Removing infant rhesus from mother for 13 days compared with removing mother from infant. *Journal of Child Psychology and Psychiatry*, 13: 227–237.

Hinde, R. A., and Yvette Spencer-Booth. 1967. The behaviour of socially living rhesus monkeys in their first two and a half years. *Animal Behaviour*, 15(1): 169–196.

——— 1969. The effect of social companions on mother-infant relations in rhesus monkeys. In D. Morris, ed. (*q.v.*), *Primate ethology: essays on the socio-sexual behavior of apes and monkeys*, pp. 343–364.
——— 1971. Effects of brief separation from mother on rhesus monkeys. *Science*, 173: 111–118.
Hingston, R. W. G. 1929. *Instinct and intelligence*. Macmillan Co., New York. xv + 296 pp.
Hirsch, J. 1963. Behavior genetics and individuality understood. *Science*, 142: 1436–1442.
Hjorth, I. 1970. Reproductive behaviour in Tetraonidae with special references to males. *Viltrevy*, 7(4): 183–596.
Hochbaum, H. A. 1955. *Travels and traditions of waterfowl*. University of Minnesota Press, Minneapolis. xii + 301 pp.
Hockett, C. F. 1960. Logical considerations in the study of animal communication. In W. E. Lanyon and W. N. Tavolga, eds. (*q.v.*), *Animal sounds and communication*, pp. 392–430.
Hockett, C. F., and S. A. Altmann. 1968. A note on design features. In T. A. Sebeok, ed. (*q.v.*), *Animal communication: techniques of study and results of research*, pp. 61–72.
Hocking, B. 1970. Insect associations with the swollen thorn acacias. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 122(7): 211–255.
Hodjat, S. H. 1970. Effects of crowding on colour, size and larval activity of *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera: Noctuidae). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 13: 97–106.
Hoesch, W. 1960. Zum Brutverhalten des Laufhühnchens *Turnix sylvatica lepurana*. *Journal für Ornithologie*, 101(3): 265–295.
Hoese, H. D. 1971. Dolphin feeding out of water in a salt marsh. *Journal of Mammalogy*, 52(1): 222–223.
Hoffer, E. 1882–83. *Die Hummeln Steiermarks: Lebensgeschichte und Beschreibung Derselben*, two parts. Leuschner and Lubensky, Graz. Part I: 92 pp; part 2: 98 pp. (Behavioral descriptions are in the first part, published in 1882.)
Hoffmeister, D. F. 1967. Tubulidentates, proboscideans, and hyracoideans. In S. Anderson and J. K. Jones, Jr., eds. (*q.v.*), *Recent mammals of the world: a synopsis of families*, pp. 355–365.
Hogan-Warburg, A. J. 1966. Social behavior of the ruff, *Philomachus pugnax* (L.). *Ardea*, 54(3,4): 109–229.
Höhn, E. O. 1969. The phalarope. *Scientific American*, 220(6) (June): 104–111.
Holgate, P. 1967. Population survival and life history phenomena. *Journal of Theoretical Biology*, 14(1): 1–10.
Hölldobler, B. 1962. Zur Frage der Oligogynie bei *Camponotus ligniperda* Latr. und *Camponotus herculeanus* L. (Hym. Formicidae). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 49(4): 337–352.
——— 1967a. Verhaltensphysiologische Untersuchugen zur Myrmecophilie einiger Staphylinidenlarven. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, Heidelberg, 1967*, pp. 428–434.
——— 1967b. Zur Physiologie der Gast-Wirt-Beziehungen (Myrmecophilie) bei Ameisen: I, das Gastverhältnis der *Atemeles*- und *Lomechusa*-Larven (Col. Staphylinidae) zu *Formica* (Hym. Formicidae). *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 56(1): 1–21.
——— 1969a. Host finding by odor in the myrmecophilic beetle *Atemeles pubicollis* Bris. (Staphylinidae). *Science*, 166: 757–758.
——— 1969b. Orientierungsmechanismen des Ameisengastes *Atemeles* (Coleoptera, Staphylinidae) bei der Wirtssuche. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, Würzburg, 1969*, pp. 580–585.
——— 1970. Zur Physiologie der Gast-Wirt-Beziehungen (Myrmecophilie) bei Ameisen: II, das Gastverhältnis des imaginalen *Atemeles pubicollis* Bris. (Col. Staphylinidae) zu *Myrmica* und *Formica* (Hym. Formicidae). *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 66(2): 215–250.
——— 1971a. Recruitment behavior in *Camponotus socius* (Hym. Formicidae). *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 75(2): 123–142.
——— 1971b. Sex pheromone in the ant *Xenomyrmex floridanus*. *Journal of Insect Physiology*, 17(8): 1497–1499.
——— 1971c. Communication between ants and their guests. *Scientific American*, 224(3) (March): 86–93.
——— 1973. Chemische Strategie beim Nahrungserwerb der Diebsameise (*Solenopsis fugax* Latr.) und der Pharaoameise (*Monomorium pharaonis* L.). *Oecologia, Berlin*, 11: 371–380.
Hölldobler, B., M. Möglich, and U. Maschwitz. 1974. Communication by tandem running in the ant *Camponotus sericeus*. *Journal of Comparative Physiology*, 90(2): 105–127.
Hölldobler, K. 1953. Beobachtungen über die Koloniengründung von *Lasius umbratus umbratus* Nyl. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 34(4): 598–606.
Holling, C. S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist*, 91(7): 385–398.
Holmes, R. T. 1966. Breeding ecology and annual cycle adaptations of the red-backed sandpiper (*Calidris alpina*) in northern Alaska. *Condor*, 68(1): 3–46.
——— 1970. Differences in population density, territoriality, and food supply of dunlin on arctic and subarctic tundra. In A. Watson, ed. (*q.v.*), *Animal populations in relation to their food resources*, pp. 303–319.
Holst, D. von. 1969. Sozialer Stress bei Tupajas (*Tupaia belangeri*) *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 63(1): 1–58.
——— 1972a. Renal failure as the cause of death in *Tupaia belangeri* exposed to persistent social stress. *Journal of Comparative Physiology*, 78(3): 236–273.
——— 1972b. Die Funktion der Nebennieren männlicher *Tupaia belangeri*. *Journal of Comparative Physiology*, 78(3): 289–306.
Homans, G. C. 1961. *Social behavior: its elementary forms*. Harcourt, Brace & World, New York. xii + 404 pp.
Hooff, J. A. R. A. M. van. 1972. A comparative approach to the phylogeny of laughter and smiling. In R. A. Hinde, ed. (*q.v.*), *Non-verbal communication*, pp. 209–241.
Hooker, Barbara I. 1968. Birds. In T. A. Sebeok, ed. (*q.v.*), *Animal communication: techniques of study and results of research*, pp. 311–337.
Hooker, T., and Barbara I. Hooker. 1969. Duetting. In R. A. Hinde, ed. (*q.v.*), *Bird vocalizations: their relations to current problems in biology and psychology*, pp. 185–205.

Horn, E. G. 1971. Food competition among the cellular slime molds (Acrasieae). *Ecology*, 52(3): 475–484.
Horn, H. S. 1968. The adaptive significance of colonial nesting in the Brewer's blackbird (*Euphagus cyanocephalus*). *Ecology*, 49(4): 682–694.
Horwich, R. H. 1972. The ontogeny of social behavior in the gray squirrel (*Sciurus carolinensis*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, supplement 8. 103 pp.
Houlihan, R. T. 1963. The relationship of population density to endocrine and metabolic changes in the California vole (*Microtus californicus*). *University of California Publications in Zoology*, 65: 327–362.
Housse, R. P. R. 1949. Las zorros de Chile o chacales americanos. *Anales de la Academia Chilena de Ciencias Naturales, Santiago*, 34(1): 33–56.
Houston, D. B. 1974. Aspects of the social organization of moose. In V. Geist and F. Walther, eds. (*q.v.*), *The behaviour of ungulates and its relation to management*, vol. 2, pp. 690–696.
Howard, H. E. 1920. *Territory in bird life*. John Murray, London. xiii + 308 pp. (Reprinted with an introduction by J. Huxley and J. Fisher, Collins, London. 1948. 224 pp.)
——— 1940. *A waterhen's worlds*. Cambridge University Press, Cambridge. ix + 84 pp.
Howard, W. E. 1960. Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *American Midland Naturalist*, 63(1): 152–161.
Howells, W. W. 1973. *Evolution of the genus Homo*. Addison-Wesley, Reading, Mass. 188 pp.
Howse, P. E. 1964. The significance of the sound produced by the termite *Zootermopsis angusticollis* (Hagen). *Animal Behaviour*, 12(2,3): 284–300.
——— 1970. *Termites: a study in social behaviour*. Hutchinson University Library, London. 150 pp.
Hoyt, C. P., G. O. Osborne, and A. P. Mulcock. 1971. Production of an insect sex attractant by symbiotic bacteria. *Nature, London*, 230(5294): 472–473.
Hrdy, Sarah Blaffer. 1974. The care and exploitation of non-human primate infants by conspecifics other than the mother. *Advances in the Study of Behavior*. (In press.)
Hubbard, H. G. 1897. The ambrosia beetles of the United States. *Bulletin of the United States Department of Agriculture*, n.s. 7: 9–30.
Hubbard, J. A. E. B. 1973. Sediment-shifting experiments: a guide to functional behavior in colonial corals. In R. S. Boardman, A. H. Cheetham, and W. A. Oliver, Jr., eds. (*q.v.*), *Animal colonies: development and function through time*, pp. 31–42.
Huber, P. 1802. Observations on several species of the genus Apis, known by the name of humble-bees, and called Bombinatrices by Linnaeus. *Transactions of the Linnean Society of London*, 6: 214–298.
——— 1810. *Recherches sur les moeurs des fourmis indigènes*. J. J. Paschoud, Paris. xvi + 328 pp.
Hughes, R. L. 1962. Reproduction of the macropod marsupial *Potorous tridactylus* (Kerr). *Australian Journal of Zoology*, 10(2): 193–224.
Hunkeler, C., F. Bourlière, and M. Bertrand. 1972. Le comportement social de la mone de Lowe (*Cercopithecus campbelli lowei*). *Folia Primatologica*, 17(3): 218–236.
Hunsaker, D. 1962. Ethological isolating mechanisms in the *Sceloporus torquatus* group of lizards. *Evolution*, 16(1): 62–74.
Hunsaker, D., and T. C. Hahn. 1965. Vocalization of the South American tapir, *Tapirus terrestris*. *Animal Behaviour*, 13(1): 69–78.
Hunter, J. R. 1969. Communication of velocity changes in jack mackerel (*Trachurus symmetricus*) schools. *Animal Behaviour*, 17(3): 507–514.
Hutchinson, G. E. 1948. Circular causal systems in ecology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 50(4): 221–246.
——— 1951. Copepodology for the ornithologist. *Ecology*, 32(3): 571–577.
——— 1959. A speculative consideration of certain possible forms of sexual selection in man. *American Naturalist*, 93(869): 81–91.
——— 1961. The paradox of the plankton. *American Naturalist*, 95(882): 137–145.
Hutchinson, G. E., and S. D. Ripley. 1954. Gene dispersal and the ethology of the Rhinocerotidae. *Evolution*, 8(2): 178–179.
Hutt, Corinne. 1966. Exploration and play in children. *Symposia of the Zoological Society of London*, 18: 61–81.
Huxley, J. S. 1914. The courtship-habits of the great crested grebe (*Podiceps cristatus*); with an addition to the theory of sexual selection. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 35: 491–562. (Reprinted as *The courtship of the great crested grebe*, with a foreword by Desmond Morris, Cape Editions, Grossman, London, 1968.)
——— 1923. Courtship activities in the red-throated diver (*Colymbus stellatus* Pontopp.); together with a discussion of the evolution of courtship in birds. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology*, 35(234): 253–292.
——— 1934. A natural experiment on the territorial instinct. *British Birds*, 27(10): 270–277.
——— 1938. The present standing of the theory of sexual selection. In G. R. de Beer, ed., *Evolution: essays on aspects of evolutionary biology presented to Professor E. S. Goodrich on his seventieth birthday*, pp. 11–42. Clarendon Press, Oxford. viii + 350 pp.
——— 1966. Introduction. In J. S. Huxley, ed., A discussion on ritualization of behaviour in animals and man, pp. 249–271. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, ser. B, 251(772): 247–526.
Hyman, Libbie H. 1940. *The invertebrates: Protozoa through Ctenophora*. McGraw-Hill Book Co., New York. xii + 726 pp.
——— 1951a. *The invertebrates*, vol. 2, *Platyhelminthes and Rhynchocoela: the acoelomate Bilateria*. McGraw-Hill Book Co., New York. viii + 550 pp.
——— 1951b. *The invertebrates*, vol. 3, *Acanthocephala, Aschelminthes, and Entoprocta: the pseudocoelomate Bilateria*. McGraw-Hill Book Co., New York. vii + 572 pp.
——— 1959. *The invertebrates*, vol. 5, *Smaller coelomate groups: Chaetognatha, Hemichordata, Pogonophora, Phoronida, Ectoprocta, Brachiopoda, Sipunculida, the coelomate Bilateria*. McGraw-Hill Book Co., New York. viii + 783 pp.

Ihering, H. von. 1896. Zur Biologie der socialen Wespen Brasiliens. *Zoologischer Anzeiger,* 19(516): 449–453.
Imaizumi, Y., and N. E. Morton. 1969. Isolation by distance in Japan and Sweden compared with other countries. *Human Heredity,* 19: 433–443.
Imaizumi, Y., N. E. Morton, and D. E. Harris. 1970. Isolation by distance in artificial populations. *Genetics,* 66(3): 569–582.
Imanishi, K. 1958. Identification: a process of enculturation in the subhuman society of *Macaca fuscata. Primates,* 1(1): 1–29. (In Japanese with English introduction.)
——— 1960. Social organization of subhuman primates in their natural habitat. *Current Anthropology,* 1(5,6): 393–407.
——— 1963. Social behavior in Japanese monkeys, *Macaca fuscata.* In C. H. Southwick, ed. (*q.v.*), *Primate social behavior: an enduring problem,* pp. 68–81. (Originally published in Japanese in *Psychologia,* 1[1]: 47–54, 1957.)
Immelmann, K. 1966. Beobachtungen an Schwalbenstaren. *Journal für Ornithologie,* 107(1): 37–69.
——— 1972. Sexual and other long-term aspects of imprinting in birds and other species. *Advances in the Study of Behavior,* 4: 147–174.
Inhelder, E. 1955. Zur Psychologie einiger Verhaltensweisen—besonders des Spiels—von Zootieren. *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 12(1): 88–144.
Inkeles, A. 1964. *What is sociology? An introduction to the discipline and profession.* Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J. viii + 120 pp.
Innis, Anne C. 1958. The behaviour of the giraffe, *Giraffa camelopardalis,* in the eastern Transvaal. *Proceedings of the Zoological Society of London,* 131(2): 245–278.
Ishay, J., H. Bytinski-Salz, and A. Shulov. 1967. Contributions to the bionomics of the Oriental hornet (*Vespa orientalis* Fab.). *Israel Journal of Entomology,* 2: 45–106.
Ishay, J., and R. Ikan. 1969. Gluconeogenesis in the Oriental hornet *Vespa orientalis* F. *Ecology,* 49(1): 169–171.
Ishay, J., and E. M. Landau. 1972. *Vespa* larvae send out rhythmic hunger signals. *Nature, London,* 237(5353): 286–287.
Istock, C. A. 1967. The evolution of complex life cycle phenomena: an ecological perspective. *Evolution,* 21(3): 592–605.
Itani, J. 1958. On the acquisition and propagation of a new habit in the natural group of the Japanese monkey at Takasaki-Yama. *Primates,* 1(2): 84–98. (In Japanese with English summary.)
——— 1959. Paternal care in the wild Japanese monkey, *Macaca fuscata fuscata. Primates,* 2(1): 61–93.
——— 1966. Social organization of chimpanzees. *Shizen,* 21(8): 17–30. [Cited by K. Izawa, 1970 (*q.v.*).]
——— 1972. A preliminary essay on the relationship between social organization and incest avoidance in nonhuman primates. In F. E. Poirier, ed. (*q.v.*), *Primate socialization,* pp. 165–171.
Itani, J., and A. Suzuki. 1967. The social unit of chimpanzees. *Primates,* 8(4): 355–381.
Itoigawa, N. 1973. Group organization of a natural troop of Japanese monkeys and mother-infant interactions. In C. R. Carpenter, ed. (*q.v.*), *Behavioral regulators of behavior in primates,* pp. 229–250.
Ivey, M. E., and Judith M. Bardwick. 1968. Patterns of affective fluctuation in the menstrual cycle. *Psychosomatic Medicine,* 30(3): 336–345.
Iwata, K. 1967. Report of the fundamental research on the biological control of insect pests in Thailand: II, the report on the bionomics of subsocial wasps of Stenogastrinae (Hymenoptera, Vespidae). *Nature and Life in Southeast Asia,* 5: 259–293.
——— 1969. On the nidification of *Ropalidia* (*Anthreneida*) *taiwana koshunensis* Sonan in Formosa (Hymenoptera, Vespidae). *Kontyû,* 37: 367–372.
Izawa, K. 1970. Unit groups of chimpanzees and their nomadism in the savanna woodland. *Primates,* 11(1): 1–46.
Izawa, K., and J. Itani. 1966. Chimpanzees in Kasakati Basin, Tanganyika: I, ecological study in the rainy season 1963–1964. *Kyoto University African Studies,* 1: 73–156.
Izawa, K., and T. Nishida. 1963. Monkeys living in the northern limit of their distribution. *Primates,* 4(2): 67–88.

Jackson, J. A. 1970. A quantitative study of the foraging ecology of downy woodpeckers. *Ecology,* 51(2): 318–323.
Jackson, L. A., and J. N. Farmer. 1970. Effects of host fighting behavior on the course of infection of *Trypanosoma duttoni* in mice *Ecology,* 51(4): 672–679.
Jacobson, M. 1972. *Insect sex pheromones.* Academic Press, New York. xii + 382 pp.
Jameson, D. L. 1954. Social patterns in the leptodactylid frogs *Syrrhophus* and *Eleutherodactylus. Copeia,* 1954, no. 1, pp. 36–38.
——— 1957. Life history and phylogeny in the salientians. *Systematic Zoology,* 6(2): 75–78.
Janzen, D. H. 1967. Interaction of the bull's-horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico. *Kansas University Science Bulletin,* 47(6): 315–558.
——— 1969. Allelopathy by myrmecophytes: the ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia. Ecology,* 50(1): 147–153.
——— 1970. Altruism by coatis in the face of predation by *Boa constrictor. Journal of Mammalogy,* 51(2): 387–389.
——— 1972. Protection of *Barteria* (Passifloraceae) by *Pachysima* ants (Pseudomyrmecinae) in a Nigerian rain forest. *Ecology,* 53(5): 884–892.
Jardine, N., and R. Sibson. 1971. *Mathematical taxonomy.* John Wiley & Sons, New York. xviii + 286 pp.
Jarman, P. J. 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour,* 58(3,4): 215–267.
Jarman, P. J., and M. V. Jarman. 1973. Social behaviour, population structure and reproductive potential in impala. *East African Wildlife Journal,* 11(3,4): 329–338.
Jay, Phyllis C. 1963. Mother-infant relations in langurs. In Harriet L. Rheingold, ed. (*q.v.*), *Maternal behavior in mammals,* pp. 282–304.

——— 1965. The common langur of North India. In I. DeVore, ed. (*q.v.*), *Primate behavior: field studies of monkeys and apes*, pp. 197–249.
——— ed. 1968. *Primates: studies in adaptation and variability*. Holt, Rinehart and Winston, New York. xiv + 529 pp.
Jeanne, R. L. 1972. Social biology of the Neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard*, 144(3): 63–150.
——— 1975. The adaptiveness of social wasp nest architecture. *Quarterly Review of Biology*. (In press.)
Jehl, J. R. 1970. Sexual selection for size differences in two species of sandpipers. *Evolution*, 24(2): 311–319.
Jenkins, D. 1961. Social behaviour in the partridge *Perdix perdix*. *Ibis*, 103a(2): 155–188.
Jenkins, D., A. Watson, and G. R. Miller. 1963. Population studies on red grouse, *Lagopus lagopus scoticus* (Lath.) in north-east Scotland. *Journal of Animal Ecology*, 32: 317–376.
Jenkins, T. M., Jr. 1969. Social structure, position choice and micro-distribution of two trout species (*Salmo trutta* and *Salmo gairdneri*) resident in mountain streams. *Animal Behaviour Monographs*, 2(2): 55–123.
Jennings, H. S. 1906. *Behavior of the lower organisms*. Columbia University Press, New York. xvi + 366 pp.
Jennrich, R. I., and F. B. Turner. 1969. Measurement of non-circular home range. *Journal of Theoretical Biology*, 22(2): 227–237.
Jewell, P. A. 1966. The concept of home range in mammals. In P. A. Jewell and Caroline Loizos, eds. (*q.v.*), *Play, exploration and territory in mammals*, pp. 85–109.
Jewell, P. A., and Caroline Loizos, eds. 1966. *Play, exploration and territory in mammals*. Symposia of the Zoological Society of London no. 18. Academic Press, New York. xiii + 280 pp.
Johnsgard, P. A. 1967. Dawn rendezvous on the lek. *Natural History*, 76(3) (March): 16–21.
Johnson, C. 1964. The evolution of territoriality in the Odonata. *Evolution*, 18(1): 89–92.
Johnson, C. G. 1969. *Migration and dispersal of insects by flight*. Methuen, London. xxii + 766 pp.
Johnson, N. K. 1963. Biosystematics of sibling species of flycatchers in the *Empidonax hammondii-oberholseri-wrightii* complex. *University of California Publications in Zoology*, 66(2): 79–238.
Johnston, J. W., Jr., D. G. Moulton, and A. Turk, eds. 1970. *Advances in chemoreception*, vol. 1, *Communication by chemical signals*. Appleton-Century-Crofts, New York. x + 412 pp.
Johnston, Norah C., J. H. Law, and N. Weaver. 1965. Metabolism of 9-ketodec-2-enoic acid by worker honeybees (*Apis mellifera* L.). *Biochemistry*, 4: 1615–1621.
Jolicoeur, P. 1959. Multivariate geographical variation in the wolf *Canis lupus* L. *Evolution*, 13(3): 283–299.
Jolly, Alison. 1966. *Lemur behavior: a Madagascar field study*. University of Chicago Press, Chicago. xiv + 187 pp.
——— 1972a. *The evolution of primate behavior*. Macmillan Co., New York. xiii + 397 pp.
——— 1972b. Troop continuity and troop spacing in *Propithecus verreauxi* and *Lemur catta* at Berenty (Madagascar). *Folia Primatologica*, 17(5,6): 335–362.
Jolly, C. J. 1970. The seed-eaters: a new model of hominid differentiation based on a baboon analogy. *Man*, 5(1): 5–26.
Jones, J. K., Jr., and R. R. Johnson. 1967. Sirenians. In S. Anderson and J. K. Jones, Jr., eds. (*q.v.*), *Recent mammals of the world: a synopsis of families*, pp. 366–373.
Jones, T. B., and A. C. Kamil. 1973. Tool-making and tool-using in the northern blue jay. *Science*, 180: 1076–1078.
Jonkel, C. J., and I. McT. Cowan. 1971. The black bear in the spruce-fir forest. *Wildlife Monographs*, 27: 1–57.
Joubert, S. C. J. 1974. The social organization of the roan antelope *Hippotragus equinus* and its influence on the spatial distribution of herds in the Kruger National Park. In V. Geist and F. Walther, eds. (*q.v.*), *The behaviour of ungulates and its relation to management*, vol. 2, pp. 661–675.
Jullien, J. 1885. Monographie des bryozoaires d'eau douce. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 10: 91–207.

Kahl, M. P. 1971. Social behavior and taxonomic relationships of the storks. *Living Bird*, 10: 151–170.
Kaiser, P. 1954. Über die Funktion der Mandibeln bei den Soldaten von *Neocapritermes opacus* (Hagen). *Zoologischer Anzeiger*, 152(9,10): 228–234.
Kalela, O. 1954. Über den Revierbesitz bei Vögeln und Säugetieren als populationsökologischer Faktor. *Annales Zoologici Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae "Vanamo"* (Helsinki), 16(2): 1–48.
——— 1957. Regulation of reproductive rate in subarctic populations of the vole *Clethrionomys rufocanus* (Sund.). *Annales Academiae Scientiarum Fennicae* (Suomalaisen Tiedeakatemian Toimituksia), ser. A (IV, Biologica), 34: 1–60.
Kalleberg, H. 1958. Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* L. and *S. trutta* L.). *Reports of the Institute of Freshwater Research, Drottningholm*, 39: 55–98.
Kallmann, F. J. 1952. Twin and sibship study of overt male homosexuality. *American Journal of Human Genetics*, 4(2): 136–146.
Kalmijn, A. J. 1971. The electric sense of sharks and rays. *Journal of Experimental Biology*, 55(2): 371–383.
Kalmus, H. 1941. Defence of source of food by bees. *Nature, London*, 148(3747): 228.
Karlin, S. 1969. *Equilibrium behavior of population genetic models with non-random mating*. Gordon and Breach, New York. 163 pp.
Karlin, S., and J. McGregor. 1972. Polymorphisms for genetic and ecological systems with weak coupling. *Theoretical Population Biology*, 3(2): 210–238.
Karlson, P., and A. Butenandt. 1959. Pheromones (ectohormones) in insects. *Annual Review of Entomology*, 4: 39–58.
Kästle, W. 1963. Zur Ethologie des Grasanolis (*Norops auratus*)

(Daudin). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20(1): 16–33.
——— 1967. Soziale Verhaltensweisen von Chamäleonen aus der *pumilis-* und *bitaeniatus*-Gruppe. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 24(3): 313–341.
Kaston, B. J. 1936. The senses involved in the courtship of some vagabond spiders. *Entomologica Americana*, n.s. 16(2): 97–167.
——— 1965. Some little known aspects of spider behavior. *American Midland Naturalist*, 73(2): 336–356.
Kaufman, I. C., and L. A. Rosenblum. 1967. Depression in infant monkeys separated from their mothers. *Science*, 155: 1030–1031.
Kaufmann, J. H. 1962. Ecology and social behavior of the coati, *Nasua narica*, on Barro Colorado Island, Panama. *University of California Publications in Zoology*, 60(3): 95–222.
——— 1966. Behavior of infant rhesus monkeys and their mothers in a free-ranging band. *Zoologica, New York*, 51(1): 17–27.
——— 1967. Social relations of adult males in a free-ranging band of rhesus monkeys. In S. A. Altmann, ed. (*q.v.*), *Social communication among primates*, pp. 73–98.
——— 1974a. Social ethology of the whiptail wallaby, *Macropus parryi*, in northeastern New South Wales. *Animal Behaviour*, 22(2): 281–369.
——— 1974b. The ecology and evolution of social organization in the kangaroo family (Macropodidae). *American Zoologist*, 14(1): 51–62.
——— 1974c. Habitat use and social organization of nine sympatric species of macropodid marsupials. *Journal of Mammalogy*, 55(1): 66–80.
Kaufmann, J. H., and Arleen B. Kaufmann. 1971. Social organization of whiptail wallabies, *Macropus parryi*. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 52(4): 54–55.
Kaufmann, K. W. 1970. A model for predicting the influence of colony morphology on reproductive potential in the phylum Ectoprocta. *Biological Bulletin, Marine Biological Laboratory, Woods Hole*, 139(2): 426.
——— 1971. The form and function of the avicularia of *Bugula* (phylum Ectoprocta). *Postilla*, 151: 1–26.
——— 1973. The effect of colony morphology on the life-history parameters of colonial animals. In R. S. Boardman, A. H. Cheetham, and W. A. Oliver, Jr., eds. (*q.v.*), *Animal colonies: development and function through time*, pp. 221–222.
Kaufmann, T. 1965. Ecological and biological studies on the West African firefly *Luciola discicollis* (Coleoptera: Lampyridae). *Annals of the Entomological Society of America*, 58(4): 414–426.
Kawai, M. 1958. On the system of social ranks in a natural troop of Japanese monkeys: I, basic rank and dependent rank. *Primates*, 1–2: 111–130. (In Japanese; translated in S. A. Altmann, ed., 1965b [*q.v.*].)
——— 1965a. Newly acquired pre-cultural behavior of the natural troop of Japanese monkeys on Koshima Islet. *Primates*, 6(1): 1–30.
——— 1965b. On the system of social ranks in a natural troop of Japanese monkeys: I, basic rank and dependent rank. In S. A. Altmann, ed. (*q.v.*), *Japanese monkeys*, pp. 66–85.
Kawamura, S. 1954. A new type of action expressed in the feeding behavior of the Japanese monkey in its wild habitat. *Organic Evolution*, 2(1): 10–13. (In Japanese; cited by K. Imanishi, 1963 [*q.v.*].)
——— 1958. Matriarchal social ranks in the Minoo-B troop: a study of the rank system of Japanese monkeys. *Primates*, 1–2: 149–156. (In Japanese; translated in S. A. Altmann, ed., 1965b [*q.v.*].)
——— 1963. The process of sub-culture propagation among Japanese macaques. In C. H. Southwick, ed. (*q.v.*), *Primate social behavior: an enduring problem*, pp. 82–90. (Originally published in Japanese in *Journal of Primatology*, 1959, 2[1]: 43–60.)
——— 1967. Aggression as studied in troops of Japanese monkeys. In Carmine D. Clemente and D. B. Lindsley, eds., (*q.v.*), *Brain function*, vol. 5, *Aggression and defense, neural mechanisms and social patterns*, pp. 195–223.
Kawanabe, H. 1958. On the significance of the social structure for the mode of density effect in a salmon-like fish, "*Ayu*," *Plecoglossus altivelis* Temminck et Schlegel. *Memoirs of the College of Science, University of Kyoto*, ser. B, 25(3): 171–180.
Keenleyside, M. H. A. 1955. Some aspects of the schooling behaviour of fish. *Behaviour*, 8(2,3): 183–248.
——— 1972. The behaviour of *Abudefduf zonatus* (Pisces, Pomacentridae). *Animal Behaviour*, 20(4): 763–774.
Keith, A. 1949. *A new theory of human evolution*. Philosophical Library, New York. x + 451 pp.
Keller, R. 1973. Einige Beobachtungen zum Verhalten des Dekkan-Rothundes (*Cuon alpinus dukhunensis* Sykes) im Kanha-Nationalpark. *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zurich*, 118(1): 129–135.
Kelsall, J. P. 1968. *The migratory barren-ground caribou of Canada*. Department of Indian Affairs and Northern Development, Ottawa. 340 pp.
Kemp, G. A., and L. B. Keith. 1970. Dynamics and regulation of red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*) populations. *Ecology*, 51(5): 763–779.
Kemper, H., and Edith Döhring. 1967. *Die sozialen Faltenwespen Mitteleuropas*. Paul Parey, Berlin. 180 pp.
Kempf, W. W. 1951. A taxonomic study on the ant tribe Cephalotini (Hymenoptera: Formicidae). *Revista de Entomologia, Rio de Janeiro*, 22(1–3): 1–244.
——— 1958. New studies of the ant tribe Cephalotini (Hym. Formicidae). *Studia Entomologica*, 1(1,2): 1–168.
——— 1959. A revision of the Neotropical ant genus *Monacis* Roger (Hym., Formicidae). *Studia Entomologica*, 2(1–4): 225–270.
Kendeigh, S. C. 1952. *Parental care and its evolution in birds*. Illinois Biological Monographs, 22(1–3). x + 356 pp.
Kennedy, J. M., and K. Brown. 1970. Effects of male odor during infancy on the maturation, behavior, and reproduction of female mice. *Developmental Psychobiology*, 3(3): 179–189.
Kenyon, K. W. 1969. *The sea otter in the eastern Pacific Ocean*. North American Fauna no. 68. U.S. Bureau of Sport Fisheries and Wildlife, Washington, D.C. xiii + 352 pp.

Kern, J. A. 1964. Observations on the habits of the proboscis monkey, *Nasalis larvatus* (Wurmb), made in the Brunei Bay area, Borneo. *Zoologica, New York,* 49(3): 183–192.
Kerr, W. E., A. Ferreira, and N. Simões de Mattos. 1963. Communication among stingless bees—additional data (Hymenoptera: Apidae). *Journal of the New York Entomological Society,* 71: 80–90.
Kerr, W. E., S. F. Sakagami, R. Zucchi, V. de Portugal-Araújo, and J. M. F. de Camargo. 1967. Observações sôbre a arquitetura dos ninhos e comportamento de algumas espécies de abelhas sem ferrão das vizinhanças de Manaus, Amazonas (Hymenoptera, Apoidea). *Atas do Simpósio sôbre a Biota Amazônica, Conselho Nacional de Pesquisas, Rio de Janeiro,* 5 (Zoology): 255–309.
Kessel, E. L. 1955. The mating activities of balloon flies. *Systematic Zoology,* 4(3): 97–104.
Kessler, S. 1966. Selection for and against ethological isolation between *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis. Evolution,* 20(4): 634–645.
Keyfitz, N. 1968. *Introduction to the mathematics of population.* Addison-Wesley Publishing Co., Reading, Mass. xiv + 450 pp.
Kiley, Marthe. 1972. The vocalizations of ungulates, their causation and function. *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 31(2): 171–222.
Kiley-Worthington, Marthe. 1965. The waterbuck (*Kobus defassa* Ruppell 1835 and *K. ellipsiprimnus* Ogilby 1833) in East Africa: spatial distribution: a study of the sexual behaviour. *Mammalia,* 29(2): 176–204.
Kilgore, D. L. 1969. An ecological study of the swift fox (*Vulpes velox*) in the Oklahoma Panhandle. *American Midland Naturalist,* 81(2): 512–534.
Kilham, L. 1970. Feeding behavior of downy woodpeckers: I, preference for paper birches and sexual differences. *Auk,* 87(3): 544–556.
King, C. E. 1964. Relative abundance of species and MacArthur's model. *Ecology,* 45(4): 716–727.
King, C. E., and W. W. Anderson. 1971. Age-specific selection: II, the interaction between *r* and *K* during population growth. *American Naturalist,* 105(942): 137–156.
King, J. A. 1955. Social behavior, social organization, and population dynamics in a black-tailed prairiedog town in the Black Hills of South Dakota. *Contributions from the Laboratory of Vertebrate Biology, University of Michigan, Ann Arbor,* no. 67. 123 pp.
——— 1956. Social relations of the domestic guinea pig living under semi-natural conditions. *Ecology,* 37(2): 221–228.
——— 1957. Relationships between early social experience and adult aggressive behavior in inbred mice. *Journal of Genetic Psychology,* 90: 151–166.
——— 1968. Psychology. In J. A. King, ed. (*q.v.*), *Biology of Peromyscus* (*Rodentia*), pp. 496–542.
——— ed. 1968. *Biology of Peromyscus* (*Rodentia*). Special Publication no. 2. American Society of Mammalogists, Stillwater, Oklahoma. xiii + 593 pp.
King, J. L. 1967. Continuously distributed factors affecting fitness. *Genetics,* 55(3): 483–492.
Kinsey, K. P. 1971. Social organization in a laboratory colony of wood rats, *Neotoma fuscipes.* In A. H. Esser, ed. (*q.v.*), *Behavior and environment: the use of space by animals and men,* pp. 40–45.
Kislak, J. W., and F. A. Beach. 1955. Inhibition of aggressiveness by ovarian hormones. *Endocrinology,* 56(6): 684–692.
Kitchener, D. J. 1972. The importance of shelter to the quokka, *Setonix brachyurus* (Marsupialia), on Rottnest Island. *Australian Journal of Zoology,* 20(3): 281–299.
Kittredge, J. S., Michelle Terry, and F. T. Takahashi. 1971. Sex pheromone activity of the molting hormone, crustecdysone, on male crabs. *Fishery Bulletin,* 69(2): 337–343.
Kleiber, M. 1961. *The fire of life: an introduction to animal energetics.* John Wiley & Sons, New York. 454 pp.
Kleiman, Devra G. 1967. Some aspects of social behavior in the Canidae. *American Zoologist,* 7(2): 365–372.
——— 1971. The courtship and copulatory behaviour of the green acouchi, *Myoprocta pratti. Zeitschrift für Tierpsychologie,* 29(3): 259–278.
——— 1972a. Maternal behaviour of the green acouchi (*Myoprocta pratti* Pocock), a South American caviomorph rodent. *Behaviour,* 43(3,4): 48–84.
——— 1972b. Social behavior of the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*) and bush dog (*Speothos venaticus*): a study in contrast. *Journal of Mammalogy,* 53(4): 791–806.
Kleiman, Devra G., and J. F. Eisenberg. 1973. Comparisons of canid and felid social systems from an evolutionary perspective. *Animal Behaviour,* 21(4): 637–659.
Klingel, H. 1965. Notes on the biology of the plains zebra *Equus quagga boehmi* Matschie. *East African Wildlife Journal,* 3: 86–88.
——— 1967. Soziale Organisation und Verhalten freilebender Steppenzebras. *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 24(5): 580–624.
——— 1968. Soziale Organisation und Verhaltensweisen vom Hartmann- und Bergzebras (*Equus zebra hartmannae* und *E. z. zebra*). *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 25(1): 76–88.
——— 1972. Social behaviour of African Equidae. *Zoologica Africana,* 7: 175–186.
Klopfer, P. H. 1957. An experiment on empathic learning in ducks. *American Naturalist,* 91(856): 61–63.
——— 1961. Observational learning in birds: the establishment of behavioral modes. *Behaviour,* 17(1): 71–80.
——— 1970. Sensory physiology and esthetics. *American Scientist,* 58(4): 399–403.
——— 1972. Patterns of maternal care in lemurs: II, effects of group size and early separation. *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 30(3): 277–296.
Klopfer, P. H., and Alison Jolly. 1970. The stability of territorial boundaries in a lemur troop. *Folia Primatologica,* 12(3): 199–208.
Klopman, R. B. 1968. The agonistic behavior of the Canada goose (*Branta canadensis canadensis*): I, attack behavior. *Behaviour,* 30(4): 287–319.
Kluijver, H. N., and L. Tinbergen. 1953. Territory and the regulation of

density in titmice. *Archives Néerlandaises de Zoologie, Leydig,* 10(3): 265–289.
Kneitz, G. 1964. Saisonales Trageverhalten bei *Formica polyctena* Foerst. (Formicidae, Gen. *Formica*). *Insectes Sociaux,* 11(2): 105–129.
Knerer, G., and C. E. Atwood. 1966. Nest architecture as an aid in halictine taxonomy (Hymenoptera: Halictidae). *Canadian Entomologist,* 98(12): 1337–1339.
Knerer, G., and Cécile Plateaux-Quénu. 1967a. Sur la production continue ou périodique de couvain chez les Halictinae (Insectes Hyménoptères). *Compte Rendu de l'Académie des Sciences, Paris,* 264(4): 651–653.
——— 1967b. Sur la production de mâles chez les Halictinae (Insectes Hyménoptères) sociaux. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences, Paris,* 264(8): 1096–1099.
——— 1967c. Usurpation de nids étrangers et parasitisme facultatif chez *Halictus scabiosae* (Rossi) (Insecte Hyménoptère). *Insectes Sociaux,* 14(1): 47–50.
Koenig, Lilli. 1960. Das Aktionssystem des Siebenschläfers (*Glis glis* L.). *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 17(4): 427–505.
Koenig, O. 1962. *Kif-Kif.* Wollzeilen-Verlag, Vienna. [Cited by W. Wickler, 1972a (*q.v.*).]
Kofoid, C. A., S. F. Light, A. C. Horner, M. Randall, W. B. Herms, and E. E. Bowe, eds. 1934. *Termites and termite control,* 2d ed., rev. University of California Press, Berkeley. xxvii + 795 pp.
Koford, C. B. 1957. The vicuña and the puna. *Ecological Monographs,* 27(2): 153–219.
——— 1963. Rank of mothers and sons in bands of rhesus monkeys. *Science,* 141: 356–357.
——— 1965. Population dynamics of rhesus monkeys on Cayo Santiago. In I. DeVore, ed. (*q.v.*), *Primate behavior: field studies of monkeys and apes,* pp. 160–174.
——— 1967. Population changes in rhesus monkeys: Cayo Santiago 1960–1964. *Tulane Studies in Zoology, New Orleans,* 13(1): 1–7.
Kohlberg, L. 1969. Stage and sequence: the cognitive-developmental approach to socialization. In D. A. Goslin, ed., *Handbook of socialization theory and research,* pp. 347–480. Rand McNally Co., Chicago. xiii + 1182 pp.
Köhler, W. 1927. *The mentality of apes,* trans. by Ella Winter, 2d ed. Kegan Paul, Trench, and Trubner, London. viii + 336 pp.
Konijn, T. M., J. G. C. van de Meene, J. T. Bonner, and D. S. Barkley. 1967. The acrasin activity of adenosine-3',5'-cyclic phosphate. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.,* 58(3): 1152–1154.
Konishi, M. 1965. The role of auditory feedback in the control of vocalization in the white-crowned sparrow. *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 22(7): 770–783.
Koopman, K. F., and E. L. Cockrum. 1967. Bats. In S. Anderson and J. K. Jones, Jr., eds. (*q.v.*), *Recent mammals of the world: a synopsis of families,* pp. 109–150.
Kortlandt, A. 1940. Eine Übersicht der angeboren Verhaltungsweisen des Mittel-Europäischen Kormorans (*Phalacrocorax carbo sinensis* [Shaw & Nodd.]), ihre Funktion, ontogenetische Entwicklung und phylogenetische Herkunft. *Archives Néerlandaises de Zoologie, Leydig,* 4(4): 401–442.
——— 1962. Chimpanzees in the wild. *Scientific American,* 206(5) (May): 128–138.
——— 1972. *New perspectives on ape and human evolution.* Stichting voor Psychobiologie, Universiteit van Amsterdam, The Netherlands. 100 pp.
Kortlandt, A., and M. Kooij. 1963. Protohominid behaviour in primates (preliminary communication). *Symposia of the Zoological Society of London,* 10: 61–88.
Krames, L., W. J. Carr, and B. Bergman. 1969. A pheromone associated with social dominance among male rats. *Psychonomic Science,* 16(1): 11–12.
Krebs, C. J. 1964. The lemming cycle at Baker Lake, Northwest Territories, during 1959–62. Arctic Institute of North America, Technical Paper no. 15. [Cited by D. Chitty, 1967a (*q.v.*).]
——— 1972. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance.* Harper & Row, New York. x + 694 pp.
Krebs, C. J., M. S. Gaines, B. L. Keller, Judith H. Myers, and R. H. Tamarin. 1973. Population cycles in small rodents. *Science,* 179: 35–44.
Krebs, C. J., B. L. Keller, and R. H. Tamarin. 1969. *Microtus* population biology: demographic changes in fluctuating populations of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in southern Indiana. *Ecology,* 50(4): 587–607.
Krebs, J. R. 1971. Territory and breeding density in the great tit, *Parus major* L. *Ecology,* 52(1): 2–22.
Krieg, H. 1939. Begegnungen mit Ameisenbären und Faultieren in freier Wildbahn. *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 2(3): 282–292.
Krishna, K. 1970. Taxonomy, phylogeny, and distribution of termites. In K. Krishna and Frances M. Weesner, eds. (*q.v.*) *Biology of termites,* vol. 2, pp. 127–152.
Krishna, K., and Frances M. Weesner, eds. 1969. *Biology of termites,* vol. 1. Academic Press, New York. xiii + 598 pp.
——— 1970. *Biology of termites,* vol. 2. Academic Press, New York. xiv + 643 pp.
Krott, P., and Gertraud Krott. 1963. Zum Verhalten des Braunbären (*Ursus arctos* L. 1758) in den Alpen. *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 20(2): 160–206.
Kruuk, H. 1964. Predators and anti-predator behaviour of the black-headed gull (*Larus ridibundus*). *Behaviour,* supplement 11. 129 pp.
——— 1972. *The spotted hyena: a study of predation and social behavior.* University of Chicago Press, Chicago. xvi + 335 pp.
Kruuk, H., and W. A. Sands. 1972. The aardwolf (*Proteles cristatus* Sparrman) 1783 as predator of termites. *East African Wildlife Journal,* 10(3): 211–227.
Kühlmann, D. H. H., and H. Karst. 1967. Freiwasserbeobachtungen zum Verhalten von Tobiasfischschwärmen (*Ammodytidae*) in der westlichen Ostsee. *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 24(3): 282–297.
Kühme, W. 1963. Ergänzende Beobachtungen an afrikanischen Elefanten

(*Loxodonta africana* Blumenbach 1797) in Freigehege. *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 20(1): 66–79.

——— 1965a. Freilandstudien zur Soziologie des Hyänenhundes (*Lycaon pictus lupinus* Thomas 1902). *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 22(5): 495–541.

——— 1965b. Communal food distribution and division of labour in African hunting dogs. *Nature, London,* 205(4970): 443–444.

Kullenberg, B. 1956. Field experiments with chemical sexual attractants on aculeate Hymenoptera males. *Zoologiska Bidrag från Uppsala,* 31: 253–354.

Kullmann, E. 1968. Soziale Phaenomene bei Spinnen. *Insectes Sociaux,* 15(3): 289–297.

Kummer, H. 1967. Tripartite relations in hamadryas baboons. In S. A. Altmann, ed. (*q.v.*), *Social communication among primates,* pp. 63–71.

——— 1968. *Social organization of hamadryas baboons: a field study.* University of Chicago Press, Chicago. viii + 189 pp.

——— 1971. *Primate societies: group techniques of ecological adaptation.* Aldine-Atherton, Chicago. 160 pp.

Kunkel, P., and Irene Kunkel. 1964. Beiträge zur Ethologie des Hausmeerschweinchens *Cavia aperea f. porcellus* (L.). *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 21(5): 602–641.

Kurtén, B. 1972. *Not from the apes.* Vintage Books, Random House, New York. viii + 183 pp.

Kutter, H. 1923. Die Sklavenräuber *Strongylognathus huberi* For. ssp. *alpinus* Wheeler. *Revue Suisse de Zoologie,* 30(15): 387–424.

——— 1950. Über eine neue, extrem parasitische Ameise, 1. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft,* 23(2): 81–94.

——— 1956. Beiträge zur Biologie palaearktischer *Coptoformica* (Hym. Form.). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft,* 29(1): 1–18.

——— 1957. Zur Kenntnis schweizerischer Coptoformicaarten (Hym. Form.), 2. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft,* 30(1): 1–24.

——— 1969. *Die sozialparasitischen Ameisen der Schweiz.* Naturforschenden Gesellschaft in Zürich, Neujahrsblatt, 1969. 62 pp.

Lack, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers.* Oxford University Press, Oxford. viii + 343 pp.

——— 1966. *Population studies of birds.* Oxford University Press, Oxford. v + 341 pp.

——— 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds.* Methuen, London. xii + 409 pp.

La Follette, R. M. 1971. Agonistic behaviour and dominance in confined wallabies, *Wallabia rufogrisea frutica. Animal Behaviour,* 19(1): 93–101.

Lamprecht, J. 1970. Duettgesang beim Siamang, *Symphalangus syndactylus* (Hominoidea, Hylobatinae). *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 27(2): 186–204.

Lancaster, D. A. 1964. Life history of the Boucard tinamou in British Honduras: II, breeding biology. *Condor,* 66(4): 253–276.

Lancaster, Jane B. 1971. Play-mothering: the relations between juvenile females and young infants among free-ranging vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Folia Primatologica,* 15(3,4): 161–182.

Lancaster, Jane B., and R. B. Lee. 1965. The annual reproductive cycle in monkeys and apes. In I. DeVore, ed. (*q.v.*), *Primate behavior: field studies of monkeys and apes,* pp. 486–513.

Landau, H. G. 1951. On dominance relations and the structure of animal societies: I, effect of inherent characteristics; II, some effects of possible social factors. *Bulletin of Mathematical Biophysics,* 13(1): 1–19; 13(4): 245–262.

——— 1953. On dominance relations and the structure of animal societies: III, the condition for a score structure. *Bulletin of Mathematical Biophysics,* 15(2): 143–148.

——— 1965. Development of structure in a society with a dominance relation when new members are added successively. *Bulletin of Mathematical Biophysics,* special issue 27: 151–160.

Lang, E. M. 1961. Beobachtungen am indischen Panzernashorn (*Rhinoceros unicornis*). *Zoologischer Garten, Leipzig,* n.s. 25: 369–409.

Lange, R. 1960. Über die Futterweitergabe zwischen Angehörigen verschiedener Waldameisenstaaten. *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 17(4): 389–401.

——— 1967. Die Nahrungsverteilung unter den Arbeiterinnen des Waldameisenstaates. *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 24(5): 513–545.

Langguth, A. 1969. Die südamerikanischen Canidae unter besonderer Berücksichtigung des Mähnenwolfes, *Chrysocyon brachyurus* (Illiger). *Zeitschrift für Wissenschaftlichen Zoologie,* 179(1): 1–187.

Langlois, T. H. 1936. A study of the small-mouth bass, *Micropterus dolomieu* (Lacepede) in rearing ponds in Ohio. *Bulletin of the Ohio Biological Survey,* 6: 189–225.

Lanyon, W. E. 1956. Territory in the meadowlarks, genus *Sturnella. Ibis,* 98(3): 485–489.

Lanyon, W. E., and W. N. Tavolga, eds. 1960. *Animal sounds and communication.* Publication no. 7. American Institute of Biological Sciences, Washington, D.C. ix + 443 pp.

Larwood, G. P., ed. 1973. *Living and fossil Bryózoa: recent advances in research.* Academic Press, New York. xviii + 634 pp.

Lasiewski, R. C., and W. R. Dawson. 1967. A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. *Condor,* 69(1): 13–23.

La Val, R. K. 1973. Observations on the biology of *Tadarida brasiliensis cynocephala* in southeastern Louisiana. *American Midland Naturalist,* 89(1): 112–120.

Law, J. H., E. O. Wilson, and J. A. McCloskey. 1965. Biochemical polymorphism in ants. *Science,* 149: 544–546.

Lawick, H. van. 1974. *Solo: the story of an African wild dog.* Houghton Mifflin Co., Boston. 159 pp.

Lawick, H. van, and Jane van Lawick-Goodall. 1971. *Innocent killers.* Houghton Mifflin Co., Boston. 222 pp.

Lawick-Goodall, Jane van. 1967. *My friends the wild chimpanzees.* National Geographic Society, Washington, D.C. 204 pp.

——— 1968a. The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. *Animal Behaviour Monographs,* 1(3): 161–311.

——— 1968b. A preliminary report on expressive movements and communication in the Gombe Stream chimpanzees. In Phyllis C. Jay, ed. (*q.v.*), *Primates: studies in adaptation and variability,* pp. 313–374.

——— 1969. Mother-offspring relationships in free-ranging chimpanzees. In D. Morris, ed. (*q.v.*), *Primate ethology: essays on the socio-sexual behavior of apes and monkeys,* pp. 364–436.

——— 1970. Tool-using in primates and other vertebrates. *Advances in the Study of Behavior,* 3: 195–249.

——— 1971. *In the shadow of man.* Houghton Mifflin Co., Boston. xx + 297 pp.

Laws, R. M. 1974. Behaviour, dynamics and management of elephant populations. In V. Geist and F. Walther, eds. (*q.v.*), *The behaviour of ungulates and its relation to management,* vol. 2, pp. 513–529.

Laws, R. M., and I. S. C. Parker. 1968. Recent studies on elephant populations in East Africa. *Symposia of the Zoological Society of London,* 21: 319–359.

Layne, J. N. 1954. The biology of the red squirrel, *Tamiasciurus hudsonicus loquax* (Bangs), in central New York. *Ecological Monographs,* 24(3): 227–267.

——— 1958. Observations on freshwater dolphins in the upper Amazon. *Journal of Mammalogy,* 39(1): 1–22.

——— 1967. Lagomorphs. In S. Anderson and J. K. Jones, Jr., eds. (*q.v.*), *Recent mammals of the world: a synopsis of families,* pp. 192–205.

Layne, J. N., and D. K. Caldwell. 1964. Behavior of the Amazon dolphin, *Inia geoffrensis* (Blainville), in captivity. *Zoologica, New York,* 49(2): 81–108.

Le Boeuf, B. J. 1972. Sexual behavior in the northern elephant seal *Mirounga angustirostris. Behaviour,* 41(1,2): 1–26.

——— 1974. Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *American Zoologist,* 14(1): 163–176.

Le Boeuf, B. J., and R. S. Peterson. 1969a. Social status and mating activity in elephant seals. *Science,* 163: 91–93.

——— 1969b. Dialects in elephant seals. *Science,* 166: 1654–1656.

Le Boeuf, B. J., R. J. Whiting, and R. F. Gantt. 1972. Perinatal behavior of northern elephant seal females and their young. *Behaviour,* 43(1–4): 121–156.

Lechleitner, R. R. 1958. Certain aspects of behavior of the black-tailed jack rabbit. *American Midland Naturalist,* 60(1): 145–155.

Lecomte, J. 1956. Über die Bildung von "Strassen" durch Sammelbienen, deren Stock um 180° gedreht wurde. *Zeitschrift für Bienenforschung,* 3: 128–133.

Le Cren, E. D., and M. W. Holdgate, eds. 1962. *The exploitation of natural animal populations.* John Wiley & Sons, New York. xiv + 399 pp.

Lederer, E. 1950. Odeurs et parfums des animaux. *Fortschritte der Chemie Organischer Naturstoffe,* 6: 87–153.

Ledoux, A. 1950. Recherche sur la biologie de la fourmi fileuse (*Oecophylla longinoda* Latr.). *Annales des Sciences Naturelles,* 11th ser., 12(3,4): 313–461.

Lee, K. E., and T. G. Wood. 1971. *Termites and soils.* Academic Press, New York. x + 251 pp.

Lee, R. B. 1968. What hunters do for a living, or how to make out on scarce resources. In R. B. Lee and I. DeVore, eds. (*q.v.*), *Man the hunter,* pp. 30–48.

Lee, R. B., and I. DeVore, eds. 1968. *Man the hunter.* Aldine Publishing Co., Chicago. xvi + 415 pp.

Leeper, G. W., ed. 1962. *The evolution of living organisms.* Melbourne University Press, Parksville, Victoria. x + 459 pp.

Lees, A. D. 1966. The control of polymorphism in aphids. *Advances in Insect Physiology,* 2: 207–277.

Lehrman, D. S. 1964. The reproductive behavior of ring doves. *Scientific American,* 211(5) (November): 48–54.

——— 1965. Interaction between internal and external environments in the regulation of the reproductive cycle of the ring dove. In F. A. Beach, ed., *Sex and behavior,* pp. 355–380. John Wiley & Sons, New York. xvi + 592 pp.

Lehrman, D. S., and J. S. Rosenblatt. 1971. The study of behavioral development. In H. Moltz, ed. (*q.v.*), *The ontogeny of vertebrate behavior,* pp. 1–27.

Leibowitz, Lila. 1968. Founding families. *Journal of Theoretical Biology,* 21(2): 153–169.

Leigh, E. G. 1970. Sex ratio and differential mortality between the sexes. *American Naturalist,* 104(954): 205–210.

——— 1971. *Adaptation and diversity: natural history and the mathematics of evolution.* Freeman, Cooper, San Francisco. 288 pp.

Lein, M. R. 1972. Territorial and courtship songs of birds. *Nature, London,* 237(5349): 48–49.

——— 1973. The biological significance of some communication patterns of wood warblers (Parulidae). Ph.D. thesis, Harvard University, Cambridge. 252 pp.

Le Masne, G. 1953. Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les fourmis. *Annales des Sciences Naturelles,* 11th ser., 15(1): 1–56.

——— 1956a. Recherches sur les fourmis parasites *Plagiolepis grassei* et l'évolution des *Plagiolepis* parasites. *Compte Rendu de l'Académie Sciences, Paris,* 243(7): 673–675.

——— 1956b. La signification des reproducteurs aptères chez la fourmi *Ponera eduardi* Forel. *Insectes Sociaux,* 3(2): 239–259.

——— 1965. Les transports mutuels autour des nids de *Neomyrma rubida* Latr.: un nouveau type de relations inter-spécifiques chez les fourmis? *Comptes Rendus du Cinquième Congrès de l'Union Internationale pour l'Étude des Insectes Sociaux, Toulouse, 1965,* pp. 303–322.

Lemon, R. E. 1967. The response of cardinals to songs of different dialects. *Animal Behaviour,* 15(4): 538–545.

——— 1968. The relation between organization and function of song in cardinals. *Behaviour,* 32(1–3): 158–178.

——— 1971a. Differentiation of song dialects in cardinals. *Ibis*, 113(3): 373–377.

——— 1971b. Vocal communication by the frog *Eleutherodactylus martinicensis*. *Canadian Journal of Zoology*, 49(2): 211–217.

Lemon, R. E., and A. Herzog. 1969. The vocal behavior of cardinals and pyrrhuloxias in Texas. *Condor*, 71(1): 1–15.

Lengerken, H. von. 1954. *Die Brutfürsorge- und Brutpflegeinstinkte der Käfer*, 2d ed. Akademische Verlagsgessellschaft M.B.H., Leipzig. 383 pp.

Lenneberg, E. H. 1967. *Biological foundations of language*. John Wiley & Sons, New York. xviii + 489 pp.

——— 1971. Of language knowledge, apes, and brains. *Journal of Psycholinguistic Research*, 1(1): 1–29.

Lenski, G. 1970. *Human societies: a macrolevel introduction to sociology*. McGraw-Hill Book Co., New York. xvi + 525 pp.

Lent, P. C. 1966. Calving and related social behavior in the barren-ground caribou. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 23(6): 701–756.

Leopold, A. S. 1944. The nature of heritable wildness in turkeys. *Condor*, 46(4): 133–197.

Lerner, I. M. 1954. *Genetic homeostasis*. Oliver and Boyd, London. vii + 134 pp.

——— 1958. *The genetic basis of selection*. John Wiley & Sons, New York. xvi + 298 pp.

——— 1968. *Heredity, evolution, and society*. W. H. Freeman, San Francisco. xviii + 307 pp.

Leshner, A. I., and D. K. Candland. 1971. Adrenal determinants of squirrel monkey dominance orders. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 52(4): 54.

Leuthold, R. H. 1968a. A tibial gland scent-trail and trail-laying behavior in the ant *Crematogaster ashmeadi* Mayr. *Psyche, Cambridge*, 75(3): 233–248.

——— 1968b. Recruitment to food in the ant *Crematogaster ashmeadi*. *Psyche, Cambridge*, 75(4): 334–350.

Leuthold, W. 1966. Variations in territorial behavior of Uganda kob *Adenota kob thomasi* (Neumann 1896). *Behaviour*, 27(3,4): 215–258.

——— 1970. Observations on the social organization of impala (*Aepyceros melampus*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 27(6): 693–721.

——— 1974. Observations on home range and social organization of lesser kudu, *Tragelaphus imberbis* (Blyth, 1869). In V. Geist and F. Walther, eds. (*q.v.*), *The behaviour of ungulates and its relation to management*, vol. 1, pp. 206–234.

Lévieux, J. 1966. Note préliminaire sur les colonnes de chasse de *Megaponera foetens* F. (Hyménoptère Formicidae). *Insectes Sociaux*, 13(2): 117–126.

——— 1971. Mise en évidence de la structure des nids et de l'implantation des zones de chasse de deux espèces de *Camponotus* (Hym. Form.) à l'aide de radio-isotopes. *Insectes Sociaux*, 18(1): 29–48.

——— 1972. Le role des fourmis dans les réseaux trophiques d'une savane préforestière de Côte-d'Ivoire. *Annales de l'Université d'Abidjan*, 5(1): 143–240.

Levin, B. R., and W. L. Kilmer. 1974. Interdemic selection and the evolution of altruism: a computer simulation study. *Evolution*. (In press.)

Levin, B. R., M. L. Petras, and D. I. Rasmussen. 1969. The effect of migration on the maintenance of a lethal polymorphism in the house mouse. *American Naturalist*, 103(934): 647–661.

Levin, M. D., and S. Glowska-Konopacka. 1963. Responses of foraging honeybees in alfalfa to increasing competition from other colonies. *Journal of Apicultural Research*, 2(1): 33–42.

LeVine, R. A., and D. T. Campbell. 1972. *Ethnocentrism: theories of conflict, ethnic attitudes, and group behavior*. John Wiley & Sons, New York. x + 310 pp.

Levins, R. 1965. The theory of fitness in a heterogeneous environment: IV, the adaptive significance of gene flow. *Evolution*, 18(4): 635–638.

——— 1968. *Evolution in changing environments: some theoretical explorations*. Princeton University Press, Princeton, N.J. ix + 120 pp.

——— 1970. Extinction. In M. Gerstenhaber, ed., *Some mathematical questions in biology*, pp. 77–107. Lectures on Mathematics in the Life Sciences, vol. 2. American Mathematical Society, Providence, R.I. vii + 156 pp.

Lévi-Strauss, C. 1949. *Les structures élémentaires de la parenté*. Presses Universitaires de France, Paris. xiv + 639 pp. (*The elementary structures of kinship*, rev. ed., trans. by J. H. Bell and J. R. von Sturmer and ed. by R. Needham, Beacon Press, Boston, 1969. xlii + 541 pp.)

Lewontin, R. C. 1965. Selection for colonizing ability. In H. G. Baker and G. L. Stebbins, eds. (*q.v.*), *The genetics of colonizing species*, pp. 77–94.

——— 1972a. Testing the theory of natural selection. (Review of R. Creed, ed., *Ecological genetics and evolution*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1971.) *Nature, London*, 236(5343): 181–182.

——— 1972b. The apportionment of human diversity. *Evolutionary Biology*, 6: 381–398.

Lewontin, R. C., and L. C. Dunn. 1960. The evolutionary dynamics of a polymorphism in the house mouse. *Genetics*, 45(6): 705–722.

Lewontin, R. C., and J. L. Hubby. 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations: II, amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, 54(2): 595–609.

Leyhausen, P. 1956. Verhaltensstudien an Katzen. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, supplement 2. vi + 120 pp.

——— 1965. The communal organization of solitary mammals. *Symposia of the Zoological Society of London*, 14: 249–263.

——— 1971. Dominance and territoriality as complemented in mammalian social structure. In A. H. Esser, ed. (*q.v.*), *Behavior and environment: the use of space by animals and men*, pp. 22–33.

Lidicker, W. Z., Jr. 1962. Emigration as a possible mechanism permitting the regulation of population density below carrying capacity. *American Naturalist*, 96(886): 29–33.

——— 1965. Comparative study of density regulation in confined populations of four species of rodents. *Researches on Population Ecology*, 7(2): 57–72.

Lidicker, W. Z., Jr., and B. J. Marlow. 1970. A review of the dasyurid marsupial genus *Antechinomys* Krefft. *Mammalia*, 34(2): 212–227.

Lieberman, P. 1968. Primate vocalizations and human linguistic ability. *Journal of the Acoustic Society of America*, 44:1574–1584.

Lieberman, P., E. S. Crelin, and D. H. Klatt. 1972. Phonetic ability and related anatomy of the newborn and adult human, Neanderthal man, and the chimpanzee. *American Anthropologist*, 74(3): 287–307.

Ligon, J. D. 1968. Sexual differences in foraging behavior in two species of *Dendrocopos* woodpeckers. *Auk*, 85(2): 203–215.

Lill, A. 1968. An analysis of sexual isolation in the domestic fowl: I, the basis of homogamy in males; II, the basis of homogamy in females. *Behaviour*, 30(2,3): 107–145.

Lilly, J. C. 1961. *Man and dolphin*. Doubleday, New York. (Reprinted as a paperback, Pyramid Books, New York, 1969. 191 pp.)

——— 1967. *The mind of the dolphin: a nonhuman intelligence*. Doubleday, New York. (Reprinted as a paperback, Avon Books, Hearst Corporation, New York, 1969. 286 pp.)

Lin, N. 1963: Territorial behavior in the cicada killer wasp, *Sphecius speciosus* (Drury) (Hymenoptera: Sphecidae), I. *Behaviour*, 20(1,2): 115–133.

——— 1964. Increased parasitic pressure as a major factor in the evolution of social behavior in halictine bees. *Insectes Sociaux*, 11(2): 187–192.

Lin, N., and C. D. Michener. 1972. Evolution of sociality in insects. *Quarterly Review of Biology*, 47(2): 131–159.

Lindauer, M. 1952. Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 34(4): 299–345.

——— 1954. Temperaturregulierung und Wasserhaushalt im Bienenstaat. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 36(4): 391–432.

——— 1955. Schwarmbienen auf Wohnungssuche. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 37(4): 263–324.

——— 1961. *Communication among social bees*. Harvard University Press, Cambridge. ix + 143 pp.

——— 1970. Lernen und Gedächtnis—Versuche an der Honigbiene. *Naturwissenschaften*, 57: 463–467.

Lindauer, M., and W. E. Kerr. 1958. Die gegenseitige Verständigung bei den stachellosen Bienen. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 41(4): 405–434.

——— 1960. Communication between the workers of stingless bees. *Bee World*, 41: 29–41, 65–71.

Lindburg, D. G. 1971. The rhesus monkey in North India: an ecological and behavioral study. In L. A. Rosenblum, ed. (*q.v.*), *Primate behavior: developments in field and laboratory research*, vol. 2, pp. 1–106.

Lindhard, E. 1912. Humlebien som Husdyr. Spredte Traek af nogle danske Humlebiarters Biologi. *Tidsskrift for Landbrukets Planteavl* (Copenhagen), 19: 335–352.

Linsdale, J. M., and L. P. Tevis, Jr. 1951. *The dusky-footed wood rat*. University of California Press, Berkeley. vii + 664 pp.

Linsdale, J. M., and P. Q. Tomich. 1953. *A herd of mule deer*. University of California Press, Berkeley. xiii + 567 pp.

Linsenmair, K. E. 1967. Konstruktion und Signalfunktion der Sandpyramide der Reiterkrabbe *Ocypode saratan* Forsk. (Decapoda Brachyura Ocypodidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 24(4): 403–456.

——— 1972. Die Bedeutung familienspezifischer "Abzeichen" für den Familienzusammenhalt bei der sozialen Wüstenassel *Hemilepistus reaumuri* Audouin u. Savigny (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 31(2): 131–162.

Linsenmair, K. E., and Christa Linsenmair. 1971. Paarbildung and Paarzusammenhalt bei der monogamen Wüstenassel *Hemilepistus reaumuri* (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 29(2): 134–155.

Linzey, D. W. 1968. An ecological study of the golden mouse, *Ochrotomys nuttalli*, in the Great Smoky Mountains National Park. *American Midland Naturalist*, 79(2): 320–345.

Lipton, J. 1968. *An exaltation of larks or, the venereal game*. Grossman, New York. 118 pp.

Lissmann, H. W. 1958. On the function and evolution of electric organs in fish. *Journal of Experimental Biology*, 35(1): 156–191.

Littlejohn, M. J., and J. J. Loftus-Hills. 1968. An experimental evaluation of premating isolation in the *Hyla ewingi* complex (Anura: Hylidae). *Evolution*, 22(4): 659–663.

Llewellyn, L. M., and F. H. Dale. 1964. Notes on the ecology of the opossum in Maryland. *Journal of Mammalogy*, 45(1): 113–122.

Lloyd, J. A., J. J. Christian, D. E. Davis, and F. H. Bronson. 1964. Effects of altered social structure on adrenal weights and morphology in populations of woodchucks (*Marmota monax*). *General and Comparative Endocrinology*, 4(3): 271–276.

Lloyd, J. E. 1966. *Studies on the flash communication system in* Photinus *fireflies*. Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, 130. 95 pp.

——— 1973. Fireflies of Melanesia: bioluminescence, mating behavior, and synchronous flashing (Coleoptera: Lampyridae). *Annals of the Entomological Society of America*, 2(6): 991–1008.

Lloyd, M., and H. S. Dybas. 1966a. The periodical cicada problem: I, population ecology. *Evolution*, 20(2): 133–149.

——— 1966b. The periodical cicada problem: II, evolution. *Evolution*, 20(4): 466–505.

Lockie, J. D. 1966. Territory in small carnivores. In P. A. Jewell and Caroline Loizos, eds. (*q.v.*), *Play, exploration and territory in mammals*, pp. 143–165.

Loconti, J. D., and L. M. Roth. 1953. Composition of the odorous secretion of *Tribolium castaneum*. *Annals of the Entomological Society of America*, 46(2): 281–289.

Loizos, Caroline. 1966. Play in mammals. In P. A. Jewell and Caroline Loizos, eds. (*q.v.*), *Play, exploration and territory in mammals*, pp. 1–9.

——— 1967. Play behaviour in higher primates: a review. In D. Morris, ed. (*q.v.*), *Primate ethology: essays on the socio-sexual behavior of apes and monkeys*, pp. 226–282.

Łomnicki, A., and L. B. Slobodkin. 1966. Floating in *Hydra littoralis*. *Ecology*, 47(6): 881–889.

Lord, R. D., Jr. 1961. A population study of the gray fox. *American Midland Naturalist*, 66(1): 87–109.
Lorenz, K. Z. 1935. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *Journal für Ornithologie*, 83(2): 137–213.
——— 1950. The comparative method in studying innate behaviour patterns. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 4: 221–268.
——— 1952. *King Solomon's ring, new light on animal ways.* Methuen, London. xxii + 202 pp.
——— 1956. Plays and vacuum activities. In M. Autuori et al., *L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme*, pp. 633–645. Masson et Cie, Paris. 796 pp.
——— 1970. *Studies in animal and human behaviour*, vol. 1, trans. by R. Martin. Harvard University Press, Cambridge. xx + 403 pp.
——— 1971. *Studies in animal and human behaviour*, vol. 2, trans. by R. Martin. Harvard University Press, Cambridge. xxiv + 366 pp.
Low, R. M. 1971. Interspecific territoriality in a pomacentrid reef fish, *Pomacentrus flavicauda* Whitley. *Ecology*, 52(4): 648–654.
Lowe, Mildred E. 1956. Dominance-subordinance relationships in the crawfish *Cambarellus shufeldti. Tulane Studies in Zoology, New Orleans*, 4(5): 139–170.
Lowe, V. P. W. 1966. Observations on the dispersal of red deer on Rhum. In P. A. Jewell and Caroline Loizos, eds. (*q.v.*), *Play, exploration and territory in mammals*, pp. 211–228.
Lowe, V. T. 1963. Observations on the painted snipe. *Emu*, 62(4): 221–237.
Loy, J. 1970. Behavioral responses of free-ranging rhesus monkeys to food shortage. *American Journal of Physical Anthropology*, 33(2): 263–271.
——— 1971. On the primate biogram. (Review of M. R. A. Chance and C. J. Jolly, *Social groups of monkeys, apes and men*, Dutton, New York, 1970.) *Science*, 172: 680–681.
Lüscher, M. 1952. Die Produktion und Elimination von Ersatzgeschlechtstieren bei der Termite *Kalotermes flavicollis* Fabr. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 34(2): 123–141.
——— 1961a. Air-conditioned termite nests. *Scientific American*, 205(1) (July): 138–145.
——— 1961b. Social control of polymorphism in termites. In J. S. Kennedy, ed., *Insect polymorphism*, pp. 57–67. Symposium of the Royal Entomological Society of London, no. 1. Royal Entomological Society, London. 115 pp.
Lüscher, M., and B. Müller. 1960. Ein spurbildendes Sekret bei Termiten. *Naturwissenschaften*, 47(21): 503.
Lush, J. L. 1947. Family merit and individual merit as bases for selection, I, II. *American Naturalist*, 81(799): 241–261; 81(800): 362–379.
Lyons, J. 1972. Human language. In R. A. Hinde, ed. (*q.v.*), *Non-verbal communication*, pp. 49–85.

MacArthur, R. H. 1962. Some generalized theorems of natural selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, 48(11): 1893–1897.
——— 1965. Ecological consequences of natural selection. In T. H. Waterman and H. J. Morowitz, eds., *Theoretical and mathematical biology*, pp. 388–397. Blaisdell Publishing Co., New York. xvii + 426 pp.
——— 1971. Patterns of terrestrial bird communities. In D. S. Farner, J. R. King, and K. C. Parkes, eds., *Avian biology*, vol. 1, pp. 189–221. Academic Press, New York. xix + 586 pp.
——— 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species.* Harper & Row, New York. xviii + 269 pp.
MacArthur, R. H., and E. O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography.* Princeton University Press, Princeton, N.J. xi + 203 pp.
MacCluer, Jean W., J. Van Neel, and N. A. Chagnon. 1971. Demographic structure of a primitive population: a simulation. *American Journal of Physical Anthropology*, 35(2): 193–207.
MacFarland, C. 1972. Goliaths of the Galapagos. *National Geographic*, 142(5) (November): 633–649.
Machlis, L., W. H. Nutting, and H. Rapoport. 1968. The structure of sirenin. *Journal of the American Chemical Society*, 90: 1674–1676.
MacKay, D. M. 1972. Formal analysis of communicative processes. In R. A. Hinde, ed. (*q.v.*), *Non-verbal communication*, pp. 3–25.
Mackerras, M. Josephine, and Ruth H. Smith. 1960. Breeding the short-nosed marsupial bandicoot, *Isoodon macrourus* (Gould) in captivity. *Australian Journal of Zoology*, 8(3): 371–382.
Mackie, G. O. 1963. Siphonophores, bud colonies, and superorganisms. In E. C. Dougherty, ed., *The lower Metazoa: comparative biology and phylogeny*, pp. 329–337. University of California Press, Berkeley. xi + 478 pp.
——— 1964. Analysis of locomotion in a siphonophore colony. *Proceedings of the Royal Society*, ser. B, 159: 366–391.
——— 1973. Coordinated behavior in hydrozoan colonies. In R. S. Boardman, A. H. Cheetham, and W. A. Oliver, Jr., eds. (*q.v.*), *Animal colonies: development and function through time*, pp. 95–106.
MacKinnon, J. 1970. Indications of territoriality in mantids. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 27(2): 150–155.
——— 1974. The behaviour and ecology of wild orang-utans (*Pongo pygmaeus*). *Animal Behaviour*, 22(1): 3–74.
MacMillan, R. E. 1964. Population ecology, water relations, and social behavior of a southern California semidesert rodent fauna. *University of California Publications in Zoology*, 71. 59 pp.
MacPherson, A. H. 1969. *The dynamics of Canadian arctic fox populations.* Canadian Wildlife Report Series no. 8. Dept. of Indian Affairs and Northern Development, Ottawa. 52 pp.
Mainardi, D. 1964. Interazione tra preferenze sessuali delle femmine e predominanza sociale dei maschi nel determinismo della selezione sessuale nel topo (*Mus musculus*). *Rendiconti Accademia Nazionale Lincei, Roma*, 37: 484–490.
Mainardi, D., M. Marsan, and A. Pasquali. 1965. Causation of sexual preferences of the house mouse. The behaviour of mice reared by parents whose odour was artificially altered. *Atti Societa Italiana Scienze Naturale Museo Civico Storia Naturale, Milano*, 54: 325–338.

Malécot, G. 1948. *Les mathématiques de l'hérédité.* Masson et Cie, Paris. vi + 63 pp.
Mann, T. 1964. *The biochemistry of semen and of the male reproductive tract.* Methuen, London. xxiii + 493 pp.
Manning, A. 1967. *An introduction to animal behavior.* Addison-Wesley Publishing Co., Reading, Mass. viii + 208 pp.
Marchal, P. 1896. La reproduction et l'évolution des guêpes sociales. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale,* 3d ser., 4: 1–100.
——— 1897. La castration nutriciale chez les Hyménoptères sociaux. *Compte Rendu de la Société de Biologie, Paris,* pp. 556–557.
Markin, G. P. 1970. Food distribution within laboratory colonies of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Insectes Sociaux,* 17(2): 127–157.
Markl, H. 1968. Die Verständigung durch Stridulationssignale bei Blattschneiderameisen: II, Erzeugung und Eigenschaften der Signale. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie,* 60(2): 103–150.
Marler, P. R. 1956. Behaviour of the chaffinch, *Fringilla coelebs. Behaviour,* supplement 5. vii + 184 pp.
——— 1957. Specific distinctiveness in the communication signals of birds. *Behaviour,* 11(1): 13–39.
——— 1959. Developments in the study of animal communication. In P. R. Bell, ed. (*q.v.*), *Darwin's biological work: some aspects reconsidered,* pp. 150–206.
——— 1960. Bird songs and mate selection. In W. E. Lanyon and W. N. Tavolga, eds. (*q.v.*), *Animal sounds and communication,* pp. 348–367.
——— 1961. The logical analysis of animal communication. *Journal of Theoretical Biology,* 1(3): 295–317.
——— 1965. Communication in monkeys and apes. In I. DeVore, ed. (*q.v.*), *Primate behavior: field studies of monkeys and apes,* pp. 544–584.
——— 1967. Animal communication signals. *Science,* 157: 769–774.
——— 1969. *Colobus guereza:* territoriality and group composition. *Science,* 163: 93–95.
——— 1970. Vocalizations of East African monkeys: I, red *Colobus. Folia Primatologica,* 13(2,3): 81–91.
——— ed. 1972. *The marvels of animal behavior.* National Geographic Society, Washington, D.C. 422 pp.
——— 1973. A comparison of vocalizations of red-tailed monkeys and blue monkeys, *Cercopithecus ascanius* and *C. mitis,* in Uganda. *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 33(3): 223–247.
Marler, P. R., and W. J. Hamilton III. 1966. *Mechanisms of animal behavior.* John Wiley & Sons, New York. xi + 771 pp.
Marler, P. R., and P. Mundinger. 1971. Vocal learning in birds. In H. Moltz, ed. (*q.v.*), *The ontogeny of vertebrate behavior,* pp. 389–450.
Marler, P. R., and M. Tamura. 1964. Culturally transmitted patterns of vocal behavior in sparrows. *Science,* 146: 1483–1486.
Marr, J. N., and L. E. Gardner, Jr. 1965. Early olfactory experience and later social behavior in the rat: preference, sexual responsiveness, and care of the young. *Journal of Genetic Psychology,* 107: 167–174.
Marsden, H. M. 1968. Agonistic behaviour of young rhesus monkeys after changes induced in social rank of their mothers. *Animal Behaviour,* 16(1): 38–44.
——— 1971. Intergroup relations in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). In A. H. Esser, ed. (*q.v.*), *Behavior and environment: the use of space by animals and men,* pp. 112–113.
Marshall, A. J. 1954. *Bower-birds, their displays and breeding cycles.* Clarendon Press of Oxford University Press, Oxford. x + 208 pp.
Martin, M. M., Mary J. Gieselmann, and Joan Stadler Martin. 1973. Rectal enzymes of attine ants, α-amylase and chitinase. *Journal of Insect Physiology,* 19(7): 1409–1416.
Martin, M. M., and Joan Stadler Martin. 1971. The presence of protease activity in the rectal fluid of primitive attine ants. *Journal of Insect Physiology,* 17(10): 1897–1906.
Martin, P. S. 1966. Africa and Pleistocene overkill. *Nature, London,* 212(5060): 339–342.
Martin, R. D. 1968. Reproduction and ontogeny in tree shrews (*Tupaia belangeri*) with reference to their general behavior and taxonomic relationships. *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 25(4): 409–495; 25(5): 505–532.
——— 1972. Adaptive radiation and behaviour of the Malagasy lemurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London,* ser. B, 264: 295–352.
——— 1973. A review of the behaviour and ecology of the lesser mouse lemur (*Microcebus murinus* J. F. Miller 1777). In R. P. Michael and J. H. Crook, eds. (*q.v.*), *Comparative ecology and behaviour of primates,* pp. 1–68.
Martinez, D. R., and E. Klinghammer. 1970. The behavior of the whale *Orcinus orca:* a review of the literature. *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 27(7): 828–839.
Martof, B. S. 1953. Territoriality in the green frog, *Rana clamitans. Ecology,* 34(1): 165–174.
Maschwitz, U. 1964. Gefahrenalarmstoffe und Gefahrenalarmierung bei sozialen Hymenopteren. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie,* 47(6): 596–655.
——— 1966a. Alarm substances and alarm behavior in social insects. *Vitamins and hormones,* 24: 267–290.
——— 1966b. Das Speichelsekret der Wespenlarven and seine biologische Bedeutung. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie,* 53(3): 228–252.
Maschwitz, U., R. Jander, and D. Burkhardt. 1972. Wehrsubstanzen und Wehrverhalten der Termite *Macrotermes carbonarius. Journal of Insect Physiology,* 18(9): 1715–1720.
Maschwitz, U., K. Koob, and H. Schildknecht. 1970. Ein Beitrag zur Funktion der Metathoracaldrüse der Ameisen. *Journal of Insect Physiology,* 16(2): 387–404.
Maslow, A. H. 1936. The role of dominance in the social and sexual behavior of infra-human primates: IV, the determination of hierarchy in pairs and in a group. *Journal of Genetic Psychology,* 49(1): 161–198.
——— 1940. Dominance-quality and social behavior in infra-human primates. *Journal of Social Psychology,* 11: 313–324.

——— 1954. *Motivation and personality*. Harper, New York. 411 pp.
——— 1972. *The farther reaches of human nature*. Viking Press, New York. xxii + 423 pp.
Mason, J. W. 1968. Organization of the multiple endocrine responses to avoidance in the monkey. *Psychosomatic Medicine*, 30(5): 774–790.
Mason, W. A. 1960. The effects of social restriction on the behavior of rhesus monkeys: I, free social behavior. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 53(6): 582–589.
——— 1965. The social development of monkeys and apes. In I. DeVore, ed. (*q.v.*), *Primate behavior: field studies of monkeys and apes*, pp. 514–543.
——— 1968. Use of space in *Callicebus* groups. In Phyllis C. Jay, ed. (*q.v.*), *Primates: studies in adaptation and variability*, pp. 200–216.
——— 1971. Field and laboratory studies of social organization in *Saimiri* and *Callicebus*. In L. A. Rosenblum, ed. (*q.v.*), *Primate behavior: developments in field and laboratory research*, vol. 2, pp. 107–137.
Mason, W. A., and G. Berkson. 1962. Conditions influencing vocal responsiveness of infant chimpanzees. *Science*, 137: 127–128.
Masters, R. D. 1970. Genes, language, and evolution. *Semiotica*, 2(4): 295–320.
Masters, W. H., and Virginia E. Johnson. 1966. *Human sexual response*. Little, Brown, Boston. xiii + 366 pp.
Mather, K., and B. J. Harrison. 1949. The manifold effect of selection. *Heredity*, 3(1): 1–52; 3(2): 131–162.
Mathew, D. N. 1964. Observations on the breeding habits of the bronze-winged jaçana, *Metopidius indicus* (Latham). *Journal of the Bombay Natural History Society*, 61(2): 295–302.
Mathewson, Sue F. 1961. Gonadotrophic control of aggressive behavior in starlings. *Science*, 134: 1522–1523.
Matthews, L. H. 1971. *The life of mammals*, vol. 2. Universe Books, New York. 440 pp.
Matthews, R. W. 1968a. *Microstigmus comes:* sociality in a sphecid wasp. *Science*, 160: 787–788.
——— 1968b. Nesting biology of the social wasp *Microstigmus comes*. *Psyche, Cambridge*, 75(1): 23–45.
Mattingly, I. G. 1972. Speech cues and sign stimuli. *American Scientist*, 60(3): 327–337.
Mautz, D., R. Boch, and R. A. Morse. 1972. Queen finding by swarming honey bees. *Annals of the Entomological Society of America*, 65(2): 440–443.
May, R. M. 1973. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, N.J. x + 235 pp.
Maynard Smith, J. 1956. Fertility, mating behaviour, and sexual selection in *Drosophila subobscura*. *Journal of Genetics*, 54(2): 261–279.
——— 1964. Group selection and kin selection. *Nature, London*, 201(4924): 1145–1147.
——— 1965. The evolution of alarm calls. *American Naturalist*, 99(904): 59–63.
——— 1971. What use is sex? *Journal of Theoretical Biology*, 30(2): 319–335.
Maynard Smith, J., and G. R. Price. 1973. The logic of animal conflict. *Nature, London*, 246(5427): 15–18.
Maynard Smith, J., and M. G. Ridpath. 1972. Wife sharing in the Tasmanian native hen, *Tribonyx mortierii:* a case of kin selection? *American Naturalist*, 106(950): 447–452.
Mayr, E. 1935. Bernard Altum and the territory theory. *Proceedings of the Linnaean Society of New York* (1933–34), nos. 45, 46, pp. 24–38.
——— 1960. The emergence of evolutionary novelties. In S. Tax, ed., *Evolution after Darwin*, vol. 1, *The evolution of life, its origin, history, and future*, pp. 349–380. University of Chicago Press, Chicago. viii + 629 pp.
——— 1963. *Animal species and evolution*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge. xiv + 797 pp.
——— 1969. *Principles of systematic zoology*. McGraw-Hill Book Co., New York. xi + 428 pp.
——— 1970. *Populations, species, and evolution*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge. xv + 453 pp.
Mazokhin-Porshnyakov, G. A. 1969. Die Fähigkeit der Bienen, visuelle Reize zu generalisieren. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 65(1): 15–28.
McBride, A. F., and D. O. Hebb. 1948. Behavior of the captive bottle-nose dolphin, *Tursiops truncatus*. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 41: 111–123.
McBride, G. 1958. Relationship between aggressiveness and egg production in the domestic hen. *Nature, London*, 181(4612): 858.
——— 1963. The "teat order" and communication in young pigs. *Animal Behaviour*, 11(1): 53–56.
McBride, G., I. P. Parer, and F. Foenander. 1969. The social organization and behaviour of the feral domestic fowl. *Animal Behaviour Monographs*, 2(3): 125–181.
McCann, C. 1934. Observations on some of the Indian langurs. *Journal of the Bombay Natural History Society*, 36(3): 618–628.
McClearn, G. E. 1970. Behavioral genetics. *Annual Review of Genetics*, 4: 437–468.
McClearn, G. E., and J. C. DeFries. 1973. *Introduction to behavioral genetics*. W. H. Freeman, San Francisco. x + 349 pp.
McClintock, Martha. 1971. Menstrual synchrony and suppression. *Nature, London*, 229(5282): 244–245.
McCook, H. C. 1879. Combats and nidification of the pavement ant, *Tetramorium caespitum*. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 31: 156–161.
McDonald, A. L., N. W. Heimstra, and D. K. Damkot. 1968. Social modification of agonistic behaviour in fish. *Animal Behaviour*, 16(4): 437–441.
McEvedy, C. 1967. *The Penguin atlas of ancient history*. Penguin Books, Baltimore, Md. 96 pp.
McFarland, W. N., and S. A. Moss. 1967. Internal behavior in fish schools. *Science*, 156: 260–262.
McGrew, W. C., and Caroline E. G. Tutin. 1973. Chimpanzee tool use in dental grooming. *Nature, London*, 241(5390): 477–478.

McGuire, M. T. 1974. The St. Kitts vervet. *Contributions to Primatology,* 1. xii + 199 pp.

McHugh, T. 1958. Social behavior of the American buffalo (*Bison bison bison*). *Zoologica, New York,* 43(1): 1–40.

McKay, F. E. 1971. Behavioral aspects of population dynamics in unisexual-bisexual *Poeciliopsis* (Pisces: Poeciliidae). *Ecology,* 52(5): 778–790.

McKay, G. M. 1973. Behavior and ecology of the Asiatic elephant in southeastern Ceylon. *Smithsonian Contributions to Zoology,* 125. iv + 113 pp.

McKnight, T. L. 1958. The feral burro in the United States: distribution and problems. *Journal of Wildlife Management,* 22(2): 163–179.

McLaren, I. A. 1967. Seals and group selection. *Ecology,* 48(1): 104–110.

McLaughlin, C. A. 1967. Aplodontoid, sciuroid, geomyoid, castoroid, and anomaluroid rodents. In S. Anderson and J. K. Jones, Jr., eds. (*q.v.*), *Recent mammals of the world: a synopsis of families,* pp. 210–225.

McManus, J. J. 1970. Behavior of captive opossums, *Didelphis marsupialis virginiana. American Midland Naturalist,* 84(1): 144–169.

McNab, B. K. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. *American Naturalist,* 97(894): 133–140.

Mead, Margaret. 1963. Socialization and enculturation. *Current Anthropology,* 4(1): 184–188.

Mech, L. D. 1970. *The wolf: the ecology and behavior of an endangered species.* Natural History Press, Garden City, N.Y. xx + 384 pp.

Medawar, P. B. 1952. *An unsolved problem of biology.* H. K. Lewis, London. 24 pp. (Reprinted in P. B. Medawar, *The uniqueness of the individual,* pp. 44–70, Methuen, London, 1957. 191 pp.)

Medler, J. T. 1957. Bumblebee ecology in relation to the pollination of alfalfa and red clover. *Insectes Sociaux,* 4(3): 245–252.

Meier, G. W. 1965. Other data on the effects of social isolation during rearing upon adult reproductive behaviour in the rhesus monkey (*Macaca mulatta*). *Animal Behaviour,* 13(2,3): 228–231.

Menzel, E. W., Jr. 1966. Responsiveness to objects in free-ranging Japanese monkeys. *Behaviour,* 26(1,2): 130–149.

——— 1971. Communication about the environment in a group of young chimpanzees. *Folia Primatologica,* 15(3,4): 220–232.

Menzel, R. 1968. Das Gedächtnis der Honigbiene für Spektralfarben: I, kurzzeitiges und langzeitiges Behalten. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie,* 60(1): 82–102.

Merfield, F. G., and H. Miller. 1956. *Gorillas were my neighbours.* Longmans, London.

Merrell, D. J. 1953. Selective mating as a cause of gene frequency changes in laboratory populations of *Drosophila melanogaster. Evolution,* 7(4): 287–296.

——— 1968. A comparison of the estimated size and the "effective size" of breeding populations of the leopard frog, *Rana pipiens. Evolution,* 22(2): 274–283.

Mertz, D. B. 1971a. Life history phenomena in increasing and decreasing populations. In G. P. Patil, E. C. Pielou, and W. E. Waters, eds., *Statistical ecology,* vol. 2, *Sampling and modeling biological populations and population dynamics,* pp. 361–399. Pennsylvania State University Press, University Park, Pa.

——— 1971b. The mathematical demography of the California condor population. *American Naturalist,* 105(945): 437–453.

Mesarović, M. D., D. Macko, and Y. Takahara. 1970. *Theory of hierarchical, multilevel systems.* Academic Press, New York. xiii + 294 pp.

Mewaldt, L. R. 1964. Effects of bird removal on winter population of sparrows. *Bird Banding,* 35(3): 184–195.

Meyerriecks, A. J. 1960. *Comparative breeding behavior of four species of North American herons.* Publication no. 2. The Nuttall Ornithological Club, Cambridge, Mass. viii + 158 pp.

——— 1972. *Man and birds: evolution and behavior.* Pegasus, Bobbs-Merrill Co., Indianapolis. xii + 209 pp.

Michael, R. P. 1966. Action of hormones on the cat brain. In R. A. Gorski and R. E. Whalen, eds., *Brain and behavior,* vol. 3, *The brain and gonadal function,* pp. 81–98. University of California Press, Berkeley. xv + 289 pp.

Michael, R. P., and J. H. Crook, eds. 1973. *Comparative ecology and behaviour of primates.* Academic Press, New York. xvi + 847 pp.

Michael, R. P., and Patricia P. Scott. 1964. The activation of sexual behaviour by the subcutaneous administration of oestrogen. *Journal of Physiology,* 171(2): 254–274.

Michener, C. D. 1958. The evolution of social behavior in bees. *Proceedings of the Tenth International Congress of Entomology, Montreal, 1956,* 2: 441–447.

——— 1961a. Probable parasitism among Australian bees of the genus *Allodapula* (Hymenoptera, Apoidea, Ceratinini). *Annals of the Entomological Society of America,* 54(4): 532–534.

——— 1961b. Observations on the nests and behavior of *Trigona* in Australia and New Guinea (Hymenoptera, Apidae). *American Museum Novitates,* 2026. 46 pp.

——— 1962. Biological observations on the primitively social bees of the genus *Allodapula* in the Australian region (Hymenoptera, Xylocopinae). *Insectes Sociaux,* 9(4): 355–373.

——— 1964a. Reproductive efficiency in relation to colony size in hymenopterous societies. *Insectes Sociaux,* 11(4): 317–341.

——— 1964b. The bionomics of *Exoneurella,* a solitary relative of *Exoneura* (Hymenoptera: Apoidea: Ceratinini). *Pacific Insects,* 6(3): 411–426.

——— 1965. The life cycle and social organization of bees of the genus *Exoneura* and their parasite, *Inquilina* (Hymenoptera: Xylocopinae). *Kansas University Science Bulletin,* 46(9): 317–358.

——— 1966a. Interaction among workers from different colonies of sweat bees (Hymenoptera, Halictidae). *Animal Behaviour,* 14(1): 126–129.

——— 1966b. The bionomics of a primitively social bee, *Lasioglossum versatum* (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society,* 39(2): 193–217.

——— 1966c. Evidence of cooperative provisioning of cells in *Exomalopsis* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society,* 39(2): 315–317.

——— 1966d. Parasitism among Indoaustralian bees of the genus *Allodapula* (Hymenoptera: Ceratinini). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 39(4): 705–708.

——— 1969. Comparative social behavior of bees. *Annual Review of Entomology*, 14: 299–342.

——— 1970. Social parasites among African allodapine bees (Hymenoptera, Anthophoridae, Ceratinini). *Journal of the Linnean Society, London, Zoology*, 49(3): 199–215.

——— 1971. Biologies of African allodapine bees. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 145(3): 221–301.

——— 1973. The Brazilian honeybee. *BioScience*, 23(9): 523–533.

——— 1974. *The social behavior of the bees: a comparative study.* Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge. xii + 404 pp.

Michener, C. D., and D. J. Brothers. 1974. Were workers of eusocial Hymenoptera initially altruistic or oppressed? *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, 71(3): 671–674.

Michener, C. D., D. J. Brothers, and D. R. Kamm. 1971. Interactions in colonies of primitively social bees: artificial colonies of *Lasioglossum zephyrum*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, 68(6): 1241–1245.

Michener, C. D., and W. B. Kerfoot. 1967. Nests and social behavior of three species of *Pseudaugochloropsis* (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 40(2): 214–232.

Milkman, R. D. 1967. Heterosis as a major cause of heterozygosity in nature. *Genetics*, 55(3): 493–495.

——— 1970. The genetic basis of natural variation in *Drosophila melanogaster*. *Advances in Genetics*, 15: 55–114.

Miller, E. M. 1969. Caste differentiation in the lower termites. In K. Krishna and Frances M. Weesner, eds. (*q.v.*), *Biology of termites*, vol. 1, pp. 283–310.

Miller, G. A., E. Galanter, and K. H. Pribram. 1960. *Plans and the structure of behavior.* Henry Holt, New York. xii + 226 pp.

Miller, N. E. 1948. Theory and experiment relating psychoanalytic displacement to stimulus-response generalization. *Journal of Abnormal and Social Psychology*, 43(2): 155–178.

Miller, R. S. 1964. Ecology and distribution of pocket gophers (Geomyiidae) in Colorado. *Ecology*, 45(2): 256–272.

——— 1967. Pattern and process in competition. *Advances in Ecological Research*, 4: 1–74.

Miller, R. S., and W. J. D. Stephen. 1966. Spatial relationships in flocks of sandhill cranes (*Grus canadensis*). *Ecology*, 47(2): 323–327.

Millikan, G. C., and R. I. Bowman. 1967. Observations on Galápagos tool-using finches in captivity. *Living Bird*, 6: 23–41.

Milstead, W. W., ed. 1967. *Lizard ecology: a symposium.* University of Missouri Press, Columbia. xi + 300 pp.

Milum, V. G. 1955. Honey bee communication. *American Bee Journal*, 95(3): 97–104.

Minchin, A. K. 1937. Notes on the weaning of a young koala (*Phascolarctos cinereus*). *Records of the South Australian Museum, Adelaide*, 6(1): 1–3.

Minks, A. K., W. L. Roelofs, F. J. Ritter, and C. J. Persoons. 1973. Reproductive isolation of two tortricid moth species by different ratios of a two-component sex attractant. *Science*, 180: 1073.

Missakian, Elizabeth A. 1972. Genealogical and cross-genealogical dominance relations in a group of free-ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) on Cayo Santiago. *Primates*, 13(2): 169–180.

Mitchell, G. D. 1969. Paternalistic behavior in primates. *Psychological Bulletin*, 71: 399–417.

Mitchell, R. 1970. An analysis of dispersal in mites. *American Naturalist*, 104(939): 425–431.

Mizuhara, H. 1964. Social changes of Japanese monkey troops in the Takasakiyama. *Primates*, 5(1,2): 27–52.

Moffat, C. B. 1903. The spring rivalry of birds. Some views on the limit to multiplication. *Irish Naturalist*, 12(6): 152–166.

Mohnot, S. M. 1971. Some aspects of social changes and infant-killing in the Hanuman langur, *Presbytis entellus* (Primates: Cercopithecidae), in western India. *Mammalia*, 35: 175–198.

Mohr, H. 1960. Zum Erkennen von Raubvögeln, insbesondere von Sperber und Baumfalk, durch Kleinvögeln. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 17(6): 686–699.

Möhres, F. P. 1957. Elektrische Entladungen im Dienste der Revierabgrenzung bei Fischen. *Naturwissenschaften*, 44(15): 431–432.

Moltz, H. 1971a. The ontogeny of maternal behavior in some selected mammalian species. In H. Moltz, ed. (*q.v.*), *The ontogeny of vertebrate behavior*, pp. 263–313.

——— ed. 1971b. *The ontogeny of vertebrate behavior.* Academic Press, New York. xi + 500 pp.

Moment, G. 1962. Reflexive selection: a possible answer to an old puzzle. *Science*, 136: 262–263.

Montagner, H. 1963. Etude préliminaire des relations entre les adultes et le couvain chez les guêpes sociales du genre *Vespa*, au moyen d'un radio-isotope. *Insectes Sociaux*, 10(2): 153–165.

——— 1966. Le mécanisme et les conséquences des comportements trophallactiques chez les guêpes du genre *Vespa*. Thesis, Faculté des Sciences de l'Université de Nancy, France. 143 pp.

——— 1967. Comportements trophallactiques chez les guêpes sociales. Sound, color film produced by Service du Film Recherche Scientifique; 96, Boulevard Raspail, Paris. No. B2053, 19 min.

Montagu, M. F. Ashley. 1968a. The new litany of "innate depravity," or original sin revisited. In M. F. Ashley Montagu, ed. (*q.v.*), *Man and aggression*, pp. 3–17.

——— ed. 1968b. *Man and aggression.* Oxford University Press, Oxford. xiv + 178 pp. (2d ed., 1973.)

Montgomery, G. G., and M. E. Sunquist. 1974. Impact of sloths on neotropical forest energy flow and nutrient cycling. In F. B. Golley and E. Medina, eds., *Tropical ecological systems: trends in terrestrial and aquatic research*, vol. 2, *Ecology studies, analysis and synthesis.* Springer-Verlag, New York. (In press.)

Moore, B. P. 1964. Volatile terpenes from *Nasutitermes* soldiers (Isoptera, Termitidae). *Journal of Insect Physiology*, 10(2): 371–375.

——— 1968. Studies on the chemical composition and function of the

cephalic gland secretion in Australian termites. *Journal of Insect Physiology*, 14(1): 33–39.
——— 1969. Biochemical studies in termites. In K. Krishna and Frances M. Weesner, eds. (*q.v.*), *Biology of termites*, vol. 1, pp. 407–432.
Moore, J. C. 1956. Observations of manatees in aggregations. *American Museum Novitates*, 1811. 24 pp.
Moore, N. W. 1964. Intra- and interspecific competition among dragonflies (Odonata): an account of observations and field experiments on population control in Dorset, 1954–60. *Journal of Animal Ecology*, 33(1): 49–71.
Moore, W. S., and F. E. McKay. 1971. Coexistence in unisexual-bisexual species complexes of *Poeciliopsis* (Pisces: Poeciliidae). *Ecology*, 52(5): 791–799.
Moorhead, P. S., and M. M. Kaplan, eds. 1967. *Mathematical challenges to the neo-Darwinian interpretation of evolution*. Wistar Institute Symposium Monograph no. 5. Wistar Institute Press, Philadelphia. xi + 140 pp.
Moreau, R. E. 1960. Conspectus and classification of the ploceine weaverbirds. *Ibis*, 102(2): 298–321; 102(3): 443–471.
Morgan, C. L. 1896. *An introduction to comparative psychology*. Walter Scott, London. xvi + 382 pp.
——— 1922. *Emergent evolution*. Holt, New York. (3d ed., 1931. xii + 313 pp.)
Morgan, Elaine. 1972. *The descent of woman*. Stein and Day, New York. 258 pp.
Morimoto, R. 1961a. On the dominance order in *Polistes* wasps: I, studies on the social Hymenoptera in Japan XII. *Science Bulletin of the Faculty of Agriculture, Kyushu University*, 18(4): 339–351.
——— 1961b. On the dominance order in *Polistes* wasps: II, studies on the social Hymenoptera in Japan XIII. *Science Bulletin of the Faculty of Agriculture, Kyushu University*, 19(1): 1–17.
Morris, C. 1946. *Signs, language, and behavior*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J. xiv + 365 pp.
Morris, D. 1957. "Typical intensity" and its relation to the problem of ritualization. *Behaviour*, 11(1): 1–12.
——— 1962. *The biology of art*. Alfred Knopf, New York. 176 pp.
——— 1967a. *The naked ape: a zoologist's study of the human animal*. McGraw-Hill Book Co., New York. 252 pp.
——— ed. 1967b. *Primate ethology: essays on the socio-sexual behavior of apes and monkeys*. Aldine Publishing Co., Chicago. x + 374 pp. (Reprinted as a paperback, Anchor Books, Doubleday, Garden City, N.Y., 1969. vii + 471 pp.)
Morrison, B. J., and W. F. Hill. 1967. Socially facilitated reduction of the fear response in rats raised in groups or in isolation. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 63: 71–76.
Morse, D. H. 1967. Foraging relationships of brown-headed nuthatches and pine warblers. *Ecology*, 48(1): 94–103.
——— 1970. Ecological aspects of some mixed-species foraging flocks of birds. *Ecological Monographs*, 40(1): 119–168.
Morse, R. A., and N. E. Gary. 1961. Colony response to worker bees confined with queens (*Apis mellifera* L.). *Bee World*, 42(8): 197–199.
Morse, R. A., and F. M. Laigo. 1969. Apis dorsata *in the Philippines (including an annotated bibliography)*. Monograph of the Philippine Association of Entomologists, Inc. (University of the Philippines, Laguna, P.I.), no. 1. 96 pp.
Morton, N. E. 1969. Human population structure. *Annual Review of Genetics*, 3: 53–74.
Morton, N. E., Shirley Yee, D. E. Harris, and Ruth Lew. 1971. Bioassay of kinship. *Theoretical Population Biology*, 2(4): 507–524.
Mörzer Bruyns, W. F. J. 1971. *Field guide of whales and dolphins*. C. A. Mees, Amsterdam. 258 pp.
Mosebach-Pukowski, Erna. 1937. Über die Raupengesellschaften von *Vanessa io* und *Vanessa urticae*. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 33(3): 358–380.
Moyer, K. E. 1969. Internal impulses to aggression. *Transactions of the New York Academy of Sciences*, 31(2): 104–114.
——— 1971. *The physiology of hostility*. Markham, Chicago. x + 194 pp.
Moynihan, M. H. 1958. Notes on the behavior of some North American gulls: II, non-aerial hostile behavior of adults. *Behaviour*, 12(1,2): 95–182.
——— 1960. Some adaptations which help to promote gregariousness. *Proceedings of the Twelfth International Ornithological Congress, Helsinki*, pp. 523–541.
——— 1962. The organization and probable evolution of some mixed species flocks of Neotropical birds. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 143(7). 140 pp.
——— 1964. Some behavior patterns of platyrrhine monkeys: I, the night monkey (*Aotus trivirgatus*). *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 146(5). iv + 84 pp.
——— 1966. Communication in the titi monkey, *Callicebus*. *Journal of Zoology, London*, 150(1): 77–127.
——— 1968. Social mimicry: character convergence versus character displacement. *Evolution*, 22(2): 315–331.
——— 1969. Comparative aspects of communication in New World primates. In D. Morris, ed. (*q.v.*), *Primate ethology: essays on the socio-sexual behavior of apes and monkeys*, pp. 306–342.
——— 1970a. Control, suppression, decay, disappearance and replacement of displays. *Journal of Theoretical Biology*, 29(1): 85–112.
——— 1970b. Some behavior patterns of platyrrhine monkeys: II, *Saguinus geoffroyi* and some other tamarins. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 28. iv + 77 pp.
——— 1973. The evolution of behavior and the role of behavior in evolution. *Breviora*, 415. 29 pp.
——— 1974. Conservatism of displays and comparable stereotyped patterns among cephalopods. (Unpublished manuscript.)
Muckenhirn, N. A., and J. F. Eisenberg. 1973. Home ranges and predation in the Ceylon leopard. In R. L. Eaton, ed. (*q.v.*), *The world's cats*, vol. 1, pp. 142–175.
Mueller, H. C. 1971. Oddity and specific searching image more important than conspicuousness in prey selection. *Nature, London*, 233(5318): 345–346.
Mukinya, J. G. 1973. Density, distribution, population structure and

social organization of the black rhinoceros in Masai Mara Game Reserve. *East African Wildlife Journal,* 11(3,4): 385–400.
Müller, D. G., L. Jaenicke, M. Donike, and T. Akintobi. 1971. Sex attractant in a brown alga: chemical structure. *Science,* 171: 815–817.
Müller-Schwarze, D. 1968. Play deprivation in deer. *Behaviour,* 31(3): 144–162.
——— 1969. Complexity and relative specificity in a mammalian pheromone. *Nature, London,* 223(5205): 525–526.
——— 1971. Pheromones in black-tailed deer (*Odocoileus hemionus columbianus*). *Animal Behaviour,* 19(1): 141–152.
Müller-Velten, H. 1966. Über den Angstgeruch bei der Hausmaus. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie,* 52(4): 401–429.
Murchison, C. 1935. The experimental measurement of a social hierarchy in *Gallus domesticus:* IV, loss of body weight under conditions of mild starvation as a function of social dominance. *Journal of General Psychology,* 12: 296–312.
Murdoch, W. W. 1966. Population stability and life history phenomena. *American Naturalist,* 100(910): 5–11.
Murie, A. 1944. *The wolves of Mount McKinley.* Fauna of the National Parks of the United States, Fauna Series no. 5. U.S. Department of the Interior, Washington, D.C. xix + 238 pp.
Murphy, G. I. 1968. Patterns in life history. *American Naturalist,* 102(927): 391–403.
Murray, B. G. 1967. Dispersal in vertebrates. *Ecology,* 48(6): 975–978.
——— 1971. The ecological consequences of interspecific territorial behavior in birds. *Ecology,* 52(3): 414–423.
Murton, R. K. 1968. Some predator-prey relationships in bird damage and population control. In R. K. Murton and E. N. Wright, eds., *The problems of birds as pests,* pp. 157–169. Academic Press, New York.
Murton, R. K., A. J. Isaacson, and N. J. Westwood. 1966. The relationships between wood-pigeons and their clover food supply and the mechanism of population control. *Journal of Applied Ecology,* 3(1): 55–96.
Myers, Judith H., and C. J. Krebs. 1971. Genetic, behavioral, and reproductive attributes of dispersing field voles *Microtus pennsylvanicus* and *Microtus ochrogaster. Ecological Monographs,* 41(1): 53–78.
Myers, K., C. S. Hale, R. Mykytowycz, and R. L. Hughes. 1971. The effects of varying density and space on sociality and health in animals. In A. H. Esser, ed. (*q.v.*), *Behavior and environment: the use of space by animals and men,* pp. 148–187.
Mykytowycz, R. 1958–60. Social behaviour of an experimental colony of wild rabbits, *Oryctolagus cuniculus* (L.), I, II, III. *Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, Wildlife Research, Canberra,* 3: 7–25; 4: 1–13; 5: 1–20.
——— 1962. Territorial function of chin gland secretion in the rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.). *Nature, London,* 193(4817): 799.
——— 1964. Territoriality in rabbit populations. *Australian Natural History,* 14(10): 326–329.
——— 1965. Further observations on the territorial function and histology of the submandibular cutaneous (chin) glands in the rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.). *Animal Behaviour,* 13(4): 400–412.
——— 1968. Territorial marking by rabbits. *Scientific American,* 218(5) (May): 116–126.
Mykytowycz, R., and M. L. Dudziński. 1972. Aggressive and protective behaviour of adult rabbits *Oryctolagus cuniculus* (L.) towards juveniles. *Behaviour,* 43(1–4): 97–120.
Myton, Becky. 1974. Utilization of space by *Peromyscus leucopus* and other small mammals. *Ecology,* 55(2): 277–290.

Nagel, U. 1973. A comparison of anubis baboons, hamadryas baboons and their hybrids at a species border in Ethiopia. *Folia Primatologica,* 19(2,3): 104–165.
Nakamura, E. L. 1972. Development and use of facilities for studying tuna behavior. In H. E. Winn and B. L. Olla, eds., *Behavior of marine animals: current perspectives in research,* vol. 2, *Vertebrates,* pp. 245–277. Plenum Press, New York.
Napier, J. R. 1960. Studies of the hands of living primates. *Proceedings of the Zoological Society of London,* 134(4): 647–657.
Napier, J. R., and P. H. Napier. 1967. *A handbook of living primates.* Academic Press, New York. xiv + 456 pp.
——— eds. 1970. *Old World monkeys: evolution, systematics, and behavior.* Academic Press, New York. xvi + 660 pp.
Narise, T. 1968. Migration and competition in *Drosophila:* I, competition between wild and vestigial strains of *Drosophila melanogaster* in a cage and migration-tube population. *Evolution,* 22(2): 301–306.
Naylor, A. F. 1959. An experimental analysis of dispersal in the flour beetle, *Tribolium confusum. Ecology,* 40(3): 453–465.
Neal, E. 1948. *The badger.* Collins, London. xvi + 158 pp.
Nedel, J. O. 1960. Morphologie und Physiologie der Mandibeldrüse einiger Bienen-arten (Apidae). *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere,* 49(2): 139–183.
Neel, J. V. 1970. Lessons from a "primitive" people. *Science,* 170: 815–822.
Neill, W. T. 1971. *The last of the ruling reptiles: alligators, crocodiles, and their kin.* Columbia University Press, New York. xvii + 486 pp.
Nel, J. J. C. 1968. Aggressive behaviour of the harvester termites *Hodotermes mossambicus* (Hagen) and *Trinervitermes trinervoides* (Sjöstedt). *Insectes Sociaux,* 15(2): 145–156.
Nelson, J. B. 1965. The behaviour of the gannet. *British Birds,* 58(7): 233–288; 58(8): 313–336.
Nero, R. W. 1956. A behavior study of the red-winged blackbird: I, mating and nesting activities. *Wilson Bulletin,* 68(1): 5–37.
Neuweiler, G. 1969. Verhaltensbeobachtungen an einer indischen Flughundkolonie (*Pteropus g. giganteus* Brünn). *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 26(2): 166–199.
Neville, M. K. 1968. Ecology and activity of Himalayan foothill rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Ecology,* 49(1): 110–123.
Nice, Margaret M. 1937. Studies in the life history of the song sparrow: I, a population study of the song sparrow. *Transactions of the Linnaean Society of New York,* 4. vi + 247 pp.
——— 1941. The role of territory in bird life. *American Midland Naturalist,* 26(3): 441–487.

——— 1943. Studies in the life history of the song sparrow: II, the behavior of the song sparrow and other passerines. *Transactions of the Linnaean Society of New York*, 6. viii + 328 pp.

Nicholls, D. G. 1970. Dispersal and dispersion in relation to the birthsite of the southern elephant seal, *Mirounga leonina* (L.), of Macquarie Island. *Mammalia*, 34(4): 598–616.

Nicholson, A. J. 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology*, 2(1): 9–65.

Nicholson, E. M. 1929. Report on the "British Birds" census of heronries, 1928. *British Birds*, 22(12): 334–372.

Nicolai, J. 1964. Der Brutparasitismus der Viduinae als ethologisches Problem: Prägungsphänomene als Faktoren der Rassen- und Artbildung. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 21(2): 129–204.

——— 1969. Beobachtungen an Paradieswitwen (*Steganura paradisaea* L., *Steganura obtusa* Chapin) und der Strohwitwe (*Tetraenura fischeri* Reichenow) in Ostafrika. *Journal für Ornithologie*, 110(4): 421–447.

Nielsen, H. T. 1964. Swarming and some other habits of *Mansonia perturbans* and *Psorophora ferox* (Diptera: Culicidae). *Behaviour*, 24(1,2): 67–89.

Niemitz, C., and A. Krampe. 1972. Untersuchungen zum Orientierungsverhalten der Larven von *Necrophorus vespillo* F. (Silphidae Coleoptera). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 30(5): 456–463.

Nietzsche, F. 1956. *The birth of tragedy* and *The genealogy of morals: an attack*, trans. by Francis Golffing. Anchor Books, Doubleday, Garden City, N.Y. xii + 299 pp.

Nisbet, I. C. T. 1973. Courtship-feeding, egg-size and breeding success in common terns. *Nature, London*, 241(5385): 141–142.

Nishida, T. 1966. A sociological study of solitary male monkeys. *Primates*, 7(2): 141–204.

——— 1968. The social group of wild chimpanzees in the Mahali Mountains. *Primates*, 9(2): 167–227.

——— 1970. Social behavior and relationship among wild chimpanzees of the Mahali Mountains. *Primates*, 11(1): 47–87.

Nishida, T., and K. Kawanaka. 1972. Inter-unit-group relationships among wild chimpanzees of the Mahali Mountains. *Kyoto University African Studies*, 7: 131–169.

Nishiwaki, M. 1972. General biology. In S. H. Ridgway, ed. (*q.v.*), *Mammals of the sea: biology and medicine*, pp. 3–204.

Nissen, H. W. 1931. A field study of the chimpanzee: observations of chimpanzee behavior and environment in western French Guinea. *Comparative Psychology Monographs*, 8(1). vi + 122 pp.

Nixon, H. L., and C. R. Ribbands. 1952. Food transmission within the honeybee community. *Proceedings of the Royal Society*, ser. B, 140: 43–50.

Noble, G. A. 1962. Stress and parasitism: II, effect of crowding and fighting among ground squirrels on their coccidia and trichomonads. *Experimental Parasitology*, 12(5): 368–371.

Noble, G. K. 1931. *The biology of the Amphibia*. McGraw-Hill Book Co., New York. xiii + 577 pp.

——— 1939. The role of dominance in the social life of birds. *Auk*, 56(3): 263–273.

Nogueira-Neto, P. 1950. Notas bionomicas sobre Meliponíneos (Hymenoptera, Apoidea): IV, colonias mistas e questões relacionadas. *Revista de Entomologia, Rio de Janeiro*, 21(1,2): 305–367.

——— 1970a. *A criação de abelhas indígenas sem ferrão* (*Meliponinae*). Editora Chácaras e Quintais, São Paulo. 365 pp.

——— 1970b. Behavior problems related to the pillages made by some parasitic stingless bees (Meliponinae, Apidae). In L. R. Aronson et al., eds. (*q.v.*), *Development and evolution of behavior: essays in memory of T. C. Schneirla*, pp. 416–434.

Noirot, C. 1958–59. Remarques sur l'écologie des termites. *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique*, 89(1): 151–169.

——— 1969a. Glands and secretions. In K. Krishna and Frances M. Weesner, eds. (*q.v.*), *Biology of termites*, vol. 1, pp. 89–123.

——— 1969b. Formation of castes in the higher termites. In K. Krishna and Frances M. Weesner, eds. (*q.v.*), *Biology of termites*, vol. 1, pp. 311–350.

Noirot, Elaine. 1972. The onset of maternal behavior in rats, hamsters, and mice: a selective review. *Advances in the Study of Behavior*, 4: 107–145.

Nolte, D. J., I. Dési, and Beryl Meyers. 1969. Genetic and environmental factors affecting chiasma formation in locusts. *Chromosoma, Berlin*, 27(2): 145–155.

Nolte, D. J., S. H. Eggers, and I. R. May. 1973. A locust pheromone: locustol. *Journal of Insect Physiology*, 19(8): 1547–1554.

Nolte, D. J., I. R. May, and B. M. Thomas. 1970. The gregarisation pheromone of locusts. *Chromosoma, Berlin*, 29(4): 462–473.

Nordeng, H. 1971. Is the local orientation of anadromous fishes determined by pheromones? *Nature, London*, 233(5319): 411–413.

Nørgaard, E. 1956. Environment and behaviour of *Theridion saxatile*. *Oikos* (Acta Oecologica Scandinavica), 7(2): 159–192.

Norris, K. S., ed. 1966. *Whales, dolphins, and porpoises*. University of California Press, Berkeley. xvi + 789 pp.

——— 1967. Aggressive behavior in Cetacea. In Carmine D. Clemente and D. B. Lindsley, eds. (*q.v.*), *Brain function*, vol. 5, *Aggression and defense, neural mechanisms and social patterns*, pp. 225–241.

Norris, K. S., and J. H. Prescott. 1961. Observations on Pacific cetaceans of Californian and Mexican waters. *University of California Publications in Zoology*, 63(4): 291–402.

Norris, Maud J. 1968. Some group effects on reproduction in locusts. In R. Chauvin and C. Noirot, eds. (*q.v.*), *L'effet de groupe chez les animaux*, pp. 147–161.

Northrop, F. S. C. 1959. *The logic of the sciences and the humanities*. Meridian Books, New York. xiv + 402 pp.

Norton-Griffiths, M. N. 1969. The organisation, control and development of parental feeding in the oystercatcher (*Haematopus ostralegus*). *Behaviour*, 34(2): 55–114.

Nottebohm, F. 1967. The role of sensory feedback in the development of avian vocalizations. *Proceedings of the Fourteenth International Ornithological Congress, Oxford, 1966*, pp. 265–280.

——— 1970. Ontogeny of bird song. *Science*, 167: 950–956.

Novick, A. 1969. *The world of bats*. Holt, Rinehart and Winston, New York. 171 pp.

Nutting, W. L. 1969. Flight and colony foundation. In K. Krishna and Frances M. Weesner, eds. (*q.v.*), *Biology of termites*, vol. 1, pp. 233–282.

O'Connell, C. P. 1960. Use of fish schools for conditioned response experiments. *Animal Behaviour*, 8(3,4): 225–227.

O'Donald, P. 1972. Sexual selections by variations in fitness at breeding time. *Nature, London*, 237(5354): 349–351.

O'Farrell, T. P. 1965. Home range and ecology of snowshoe hares in interior Alaska. *Journal of Mammalogy*, 46(3): 406–418.

Ogburn, W. F., and M. Nimkoff. 1958. *Sociology*, 3d ed. Houghton Mifflin Co., Boston. x + 756 pp.

Ohba, S. 1967. Chromosomal polymorphism and capacity for increase under near optimal conditions. *Heredity*, 22(2): 169–185.

Okano, T., C. Asami, Y. Haruki, M. Sasaki, N. Itoigawa, S. Shinohara, and T. Tsuzuki. 1973. Social relations in a chimpanzee colony. In C. R. Carpenter, ed. (*q.v.*), *Behavioral regulators of behavior in primates*, pp. 85–105.

Økland, F. 1934. Utvandring og overvintring hos den røde skogmaur (*Formica rufa* L.). *Norsk Entomologisk Tidsskrift*, 3(5):316–327.

Oliver, J. A. 1956. Reproduction in the king cobra, *Ophiophagus hannah* Cantor. *Zoologica, New York*, 41(4): 145–152.

Oppenheimer, J. R. 1968. Behavior and ecology of the white-faced monkey, *Cebus capucinus*, on Barro Colorado Island, C.Z. Ph.D. thesis, University of Illinois, Urbana. viii + 181 pp.

——— 1973. Social and communicative behavior in the *Cebus* monkey. In C. R. Carpenter, ed. (*q.v.*), *Behavioral regulators of behavior in primates*, pp. 251–271.

Ordway, Ellen. 1965. Caste differentiation in *Augochlorella* (Hymenoptera, Halictidae). *Insectes Sociaux*, 12(4): 291–308.

——— 1966. The bionomics of *Augochlorella striata* and *A. persimilis* in eastern Kansas (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 39(2): 270–313.

Orians, G. H. 1961a. Social stimulation within blackbird colonies. *Condor*, 63(4): 330–337.

——— 1961b. The ecology of blackbird (*Agelaius*) social systems. *Ecological Monographs*, 31(3): 285–312.

——— 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. *American Naturalist*, 103(934): 589–603.

Orians, G. H., and G. M. Christman. 1968. A comparative study of the behavior of red-winged, tricolored, and yellow-headed blackbirds. *University of California Publications in Zoology*, 84. 81 pp.

Orians, G. H., and G. Collier. 1963. Competition and blackbird social systems. *Evolution*, 17(4): 449–459.

Orians, G. H., and Mary F. Willson. 1964. Interspecific territories of birds. *Ecology*, 45(4): 736–745.

Orr, R. T. 1967. The Galapagos sea lion. *Journal of Mammalogy*, 48(1): 62–69.

Ostrom, J. H. 1972. Were some dinosaurs gregarious? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 11: 287–301.

Otte, D. 1970. *A comparative study of communicative behavior in grasshoppers*. Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, 141. 168 pp.

——— 1972. Simple versus elaborate behavior in grasshoppers: an analysis of communication in the genus *Syrbula*. *Behaviour*, 42(3,4): 291–322.

Otto, D. 1958. Über die Arbeitsteilung im Staate von *Formica rufa rufopratensis minor* Gössw. und ihre verhaltensphysiologischen Grundlagen, ein Beitrag zur Biologie der Roten Waldameise. *Wissenschaftliche Abhandlungen der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin*, 30: 1–169.

Owen, D. F. 1963. Similar polymorphisms in an insect and a land snail. *Nature, London*, 198(4876): 201–203.

Owen-Smith, R. N. 1971. Territoriality in the white rhinoceros (*Ceratotherium simum*) Burchell. *Nature, London*, 231(5301): 294–296.

——— 1974. The social system of the white rhinoceros. In V. Geist and F. Walther, eds. (*q.v.*), *The behaviour of ungulates and its relation to management*, vol. 1, pp. 341–351.

Packard, R. L. 1967. Octodontoid, bathyergoid, and ctenodactyloid rodents. In S. Anderson and J. K. Jones, Jr., eds. (*q.v.*), *Recent mammals of the world: a synopsis of families*, pp. 273–290.

——— 1968. An ecological study of the fulvous harvest mouse in eastern Texas. *American Midland Naturalist*, 79(1): 68–88.

Packer, W. C. 1969. Observations on the behavior of the marsupial *Setonix brachyurus* (Quoy and Gaimard) in an enclosure. *Journal of Mammalogy*, 50(1): 8–20.

Pagès, Elisabeth. 1965. Notes sur les pangolins du Gabon. *Biologia Gabonica*, 1(3): 209–238.

——— 1970. Sur l'écologie et le adaptation de l'orcycterope et des pangolins sympatriques du Gabon. *Biologia Gabonica*, 6(1): 27–92.

——— 1972a. Comportamente agressif et sexuel chez les pangolins arboricoles (*Manis tricuspis* et *M. longicaudata*). *Biologia Gabonica*, 8(1): 3–62.

——— 1972b. Comportamente maternale et developement du jeune chez un pangolin arboricole (*M. tricuspis*). *Biologia Gabonica*, 8(1): 63–120.

Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist*, 100(910): 65–75.

Pardi, L. 1940. Ricerche sui Polistini: I, poliginia vera ed apparente in *Polistes gallicus* (L.). *Processi Verbali della Società Toscana di Scienze Naturali in Pisa*, 49: 3–9.

——— 1948. Dominance order in *Polistes* wasps. *Physiological Zoology*, 21(1):1–13.

Pardi, L., and M. T. M. Piccioli. 1970. Studi sulla biologia di *Belonogaster* (Hymenoptera, Vespidae): 2, differenziamento castale incipiente in *B. griseus* (Fab.). *Monitore Zoologico Italiana*, n.s., supplement 3, pp. 235–265.

Parker, G. A. 1970a. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Reviews, Cambridge Philosophical Society*, 45: 525–568.

——— 1970b. The reproductive behaviour and the nature of sexual

selection in *Scatophaga stercoraria* L. (Diptera: Scatophagidae): IV, epigamic competition and competition between males for the possession of females. *Behaviour,* 37(1,2): 113–139.
Parr, A. E. 1927. A contribution to the theoretical analysis of the schooling behaviour of fishes. *Occasional Papers of the Bingham Oceanographic Collection,* 1: 1–32.
Parsons, P. A. 1967. *The genetic analysis of behaviour.* Methuen, London. x + 174 pp.
Passera, L. 1968. Observations biologiques sur la fourmi *Plagiolepis grassei* Le Masne Passera parasite social de *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hym. Formicidae). *Insectes Sociaux,* 15(4): 327–336.
Pastan, I. 1972. Cyclic AMP. *Scientific American,* 227(2) (August): 97–105.
Patterson, I. J. 1965. Timing and spacing of broods in the black-headed gull *Larus ridibundus. Ibis,* 107(4): 433–459.
Patterson, O. 1967. *The sociology of slavery: an analysis of the origins, development and structure of Negro slave society in Jamaica.* Fairleigh Dickinson University Press, Cranbury, N.J. 310 pp.
Patterson, R. G. 1971. Vocalization in the desert tortoise, *Gopherus agassizi.* M.A. thesis, California State University, Fullerton. [Cited by B. H. Brattstrom, 1974 (*q.v.*).]
Pavlov, I. P. 1928. *Lectures on conditioned reflexes.* International Publishers, New York. 414 pp.
Payne, R. S., and S. McVay. 1971. Songs of humpback whales. *Science,* 173: 585–597.
Peacock, A. D., and A. T. Baxter. 1950. Studies in Pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis* (L.): 3, life history. *Entomologist's Monthly Magazine,* 86: 171–178.
Peacock, A. D., I. C. Smith, D. W. Hall, and A. T. Baxter. 1954. Studies in Pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis* (L): 8, male production by parthenogenesis. *Entomologist's Monthly Magazine,* 90: 154–158.
Pearson, O. P. 1948. Life history of mountain viscachas in Peru. *Journal of Mammalogy,* 29(4): 345–374.
——— 1966. The prey of carnivores during one cycle of mouse abundance. *Journal of Animal Ecology,* 35(1): 217–233.
——— 1971. Additional measurements of the impact of carnivores on California voles (*Microtus californicus*). *Journal of Mammalogy,* 52(1): 41–49.
Peek, F. W. 1971. Seasonal change in the breeding behavior of the male red-winged blackbird. *Wilson Bulletin,* 83(4): 383–395.
Peek, J. M., R. E. LeResche, and D. R. Stevens. 1974. Dynamics of moose aggregations in Alaska, Minnesota, and Montana. *Journal of Mammalogy,* 55(1): 126–137.
Pérez, J. 1899. *Les abeilles.* Librairie Hachette et Cie, Paris. viii + 348 pp.
Perry, R. 1966. *The world of the polar bear.* University of Washington Press, Seattle. xi + 195 pp.
——— 1967. *The world of the wolves.* Cassell, London. xi + 162 pp.
——— 1969. *The world of the giant panda.* Taplinger, New York. ix + 136 pp.
Peters, D. S. 1973. *Crossocerus dimidiatus* (Fabricius, 1781), eine weitere soziale Crabroninen-art. *Insectes Sociaux,* 20(2): 103–108.
Peterson, R. L. 1955. *North American moose.* University of Toronto Press, Toronto. xi + 280 pp.
Peterson, R. S. 1968. Social behavior in pinnipeds. In R. J. Harrison, ed., *The behavior and physiology of pinnipeds,* pp. 3–53. Appleton-Century-Crofts, New York. 411 pp.
Peterson, R. S., and G. A. Bartholomew. 1967. *The natural history and behavior of the California sea lion.* Special Publication no. 1. American Society of Mammalogists, Stillwater, Okla. xii + 79 pp.
Petit, Claudine. 1958. Le déterminisme génétique et psycho-physiologique de la compétition sexuelle chez *Drosophila melanogaster. Bulletin Biologique de la France et de la Belgique,* 92(3): 248–329.
Petit, Claudine, and Lee Ehrman. 1969. Sexual selection in *Drosophila. Evolutionary Biology,* 3:177–223.
Petter, F. 1961. Répartition géographique et écologie des rongeurs désertiques (du Sahara occidental à l'Iran oriental). *Mammalia,* 25 (special number): 1–219.
Petter, J.-J. 1962a. Recherches sur l'écologie et l'éthologie des lémuriens malgaches. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris,* ser. A (Zoology), 27(1): 1–146.
——— 1962b. Ecological and behavioral studies of Madagascar lemurs in the field. *Annals of the New York Academy of Sciences,* 102(2): 267–281.
——— 1970. "Domaine vital" et "territoire" chez les lémuriens malgaches. In G. Richard, ed. (*q.v.*), *Territoire et domaine vital,* pp. 107–114.
Petter, J.-J., and C. M. Hladik. 1970. Observations sur le domaine vital et la densité de population de *Loris tardigradus* dans les forêts de Ceylan. *Mammalia,* 34(3): 394–409.
Petter, J.-J., and Arlette Petter. 1967. The aye-aye of Madagascar. In S. A. Altmann, ed. (*q.v.*), *Social communication among primates,* pp. 195–205.
Petter, J.-J., and A. Peyrieras. 1970. Nouvelle contribution à l'étude d'un lémurien malgache, le aye-aye (*Daubentonia madagascariensis* E. Geoffroy). *Mammalia,* 34(2): 167–193.
Petter, J.-J., A. Schilling, and G. Pariente. 1971. Observations éco-éthologiques sur deux lémuriens malgaches nocturnes: *Phaner furcifer* et *Microcebus coquereli. La Terre et la Vie,* 118(3): 287–327.
Petter-Rousseaux, Arlette. 1962. Recherches sur la biologie de la reproduction des primates inférieurs. *Mammalia,* 26, supplement 1. 88 pp.
Pfeffer, P. 1967. Le mouflon de Corse (*Ovis ammon musimom* Schreber 1782); position systématique, écologie et éthologie comparées. *Mammalia,* 31, supplement. 262 pp.
Pfeffer, P., and H. Genest. 1969. Biologie comparée d'une population de mouflons de Corse (*Ovis ammon musimon*) du Parc Naturel du Caroux. *Mammalia,* 33(2): 165–192.
Pfeiffer, J. E. 1969. *The emergence of man.* Harper & Row, New York. xxiv + 477 pp.

Pfeiffer, W. 1962. The fright reaction of fish. *Biological Reviews, Cambridge Philosophical Society,* 37(4): 495–511.
Phillips, P. J. 1973. Evolution of holopelagic Cnidaria: colonial and noncolonial strategies. In R. S. Boardman, A. H. Cheetham, and W. A. Oliver, Jr., eds. (*q.v.*), *Animal colonies: development and function through time,* pp. 107–118.
Pianka, E. R. 1970. On *r*- and *K*-selection. *American Naturalist,* 104(940): 592–597.
Piccioli, M. T. M., and L. Pardi. 1970. Studi della biologia di *Belonogaster* (Hymenoptera, Vespidae): 1, sull'etogramma di *Belonogaster griseus* (Fab.). *Monitore Zoologico Italiana,* n.s., supplement 3, pp. 197–225.
Pickles, W. 1940. Fluctuations in the populations, weights and biomasses of ants at Thornhill, Yorkshire, from 1935 to 1939. *Transactions of the Royal Entomological Society of London,* 90(17): 467–485.
Pielou, E. C. 1969. *An introduction to mathematical ecology.* Wiley-Interscience, New York. viii + 286 pp.
Pilbeam, D. 1972. *The ascent of man: an introduction to human evolution.* Macmillan Co., New York. x + 207 pp.
Pilleri, G., and J. Knuckey. 1969. Behaviour patterns of some Delphinidae observed in the western Mediterranean. *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 26(1): 48–72.
Pilters, Hilde. 1954. Untersuchungen über angeborene Verhaltensweisen bei Tylopoden, unter besonderer Berücksichtigung der neuweltlichen Formen. *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 11(2): 213–303.
Pisarski, B. 1966. Etudes sur les fourmis du genre *Strongylognathus* Mayr (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici, Warsaw,* 23(22): 509–523.
Pitcher, T. J. 1973. The three-dimensional structure of schools in the minnow, *Phoxinus phoxinus* (L.). *Animal Behaviour,* 21(4): 673–686.
Pitelka, F. A. 1942. Territoriality and related problems in North American hummingbirds. *Condor,* 44(5): 189–204.
——— 1957. Some aspects of population structure in the short-term cycle of the brown lemming in northern Alaska. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology,* 22: 237–251.
——— 1959. Numbers, breeding schedule, and territoriality in pectoral sandpipers of northern Alaska. *Condor,* 61(4): 233–264.
Plateaux-Quénu, Cécile. 1961. Les sexués de remplacement chez les insectes sociaux. *Année Biologique,* 37(5,6): 177–216.
——— 1972. *La biologie des abeilles primitives.* Les grand problèmes de la biologie, no. 11. Masson, Paris. 200 pp.
——— 1973. Construction et évolution annuelle du nid d'*Evylaeus calceatus* Scopoli (Hym., Halictinae) avec quelques considérations sur la division du travail dans les sociétés monogynes et digynes. *Insectes Sociaux,* 20(3): 297–320.
Plath, O. E. 1922. Notes on *Psithyrus,* with records of two new American hosts. *Biological Bulletin, Marine Biological Laboratory, Woods Hole,* 43(1): 23–44.
——— 1934. *Bumblebees and their ways.* Macmillan Co., New York. xvi + 201 pp.
Platt, J. R. 1964. Strong inference. *Science,* 146: 347–353.
Plempel, M. 1963. Die chemischen Grundlagen der Sexualreaktion bei Zygomyceten. *Planta,* 59: 492–508.
Ploog, D. W. 1967. The behavior of squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) as revealed by sociometry, bioacoustics, and brain stimulation. In S. A. Altmann, ed. (*q.v.*), *Social communication among primates,* pp. 149–184.
Poelker, R. J., and H. D. Hartwell. 1973. Black bear of Washington. *Biological Bulletin,* Washington State Game Department, 14: 1–180.
Poglayen-Neuwall, I. 1962. Beiträge zu einem Ethogramm des Wickelbären (*Potos flavus* Schreber). *Zeitschrift für Säugetierkunde, Berlin,* 27(1): 1–44.
——— 1966. On the marking behavior of the kinkajou (*Potos flavus* Schreber). *Zoologica, New York,* 51(4): 137–142.
Poirier, F. E. 1968. The Nilgiri langur (*Presbytis johnii*) mother-infant dyad. *Primates,* 9(1,2): 45–68.
——— 1969a. Behavioral flexibility and intergroup variation among Nilgiri langurs (*Presbytis johnii*) of South India. *Folia Primatologica,* 11(1,2): 119–133.
——— 1969b. The Nilgiri langur (*Presbytis johnii*) troop: its composition, structure, function, and change. *Folia Primatologica,* 10(1,2): 20–47.
——— 1970a. The Nilgiri langur (*Presbytis johnii*) of South India. In L. A. Rosenblum, ed. (*q.v.*), *Primate behavior: developments in field and laboratory reserach,* vol. 1, pp. 251–383.
——— 1970b. Dominance structure of the Nilgiri langur (*Presbytis johnii*) of South India. *Folia Primatologica,* 12(3): 161–186.
——— ed. 1972a. *Primate socialization.* Random House, New York. x + 260 pp.
——— 1972b. Introduction. In F. E. Poirier, ed. (*q.v.*), *Primate socialization,* pp. 3–28.
Pontin, A. J. 1961. Population stabilization and competition between the ants *Lasius flavus* (F.) and *L. niger* (L.). *Journal of Animal Ecology,* 30(1): 47–54.
——— 1963. Further considerations of competition and the ecology of the ants *Lasius flavus* (F.) and *L. niger* (L.). *Journal of Animal Ecology,* 32(3): 565–574.
Poole, T. B. 1966. Aggressive play in polecats. *Symposia of the Zoological Society of London,* 18: 23–44.
Porter, W. P., and D. M. Gates. 1969. Thermodynamic equilibria of animals with environment. *Ecological Monographs,* 39(3): 227–244.
Porter, W. P., J. W. Mitchell, W. A. Beckman, and C. B. DeWitt. 1973. Behavioral implications of mechanistic ecology: thermal and behavioral modeling of desert ectotherms and their microenvironment. *Oecologia, Berlin,* 13(1): 1–54.
Powell, G. C., and R. B. Nickerson. 1965. Aggregations among juvenile king crabs (*Paralithodes camtschatica,* Tilesius), Kodiak, Alaska. *Animal Behaviour,* 13(2,3): 374–380.
Priesner, E. 1968. Die interspezifischen Wirkungen der Sexuallockstoffe der Saturniidae (Lepidoptera). *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie,* 61(3): 263–297.

Pringle, J. W. S. 1951. On the parallel between learning and evolution. *Behaviour,* 3(3): 174–215.
Prior, R. 1968. *The roe deer of Cranborne Chase: an ecological survey.* Oxford University Press, Oxford. xvi + 222 pp.
Prokopy, R. J. 1972. Evidence for a marking pheromone deterring repeated oviposition in apple maggot flies. *Environmental Entomology,* 1(3): 326–332.
Pukowski, Erna. 1933. Ökologische Untersuchungen an *Necrophorus* F. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere,* 27(3):518–586.
Pulliainen, E. 1965. Studies on the wolf (*Canis lupus* L.) in Finland. *Annales Zoologici Fennici, Helsinki,* 2(4):215–259.
Pulliam, R., B. Gilbert, P. Klopfer, D. McDonald, Linda McDonald, and G. Millikan. 1972. On the evolution of sociality, with particular reference to *Tiaris olivacea. Wilson Bulletin,* 84(1): 77–89.

Quastler, H. 1958. A primer on information theory. In H. P. Yockey, R. L. Platzman, and H. Quastler, eds. (*q.v.*), *Symposium on information theory in biology,* pp. 3–49.
Quilliam, T. A., ed. 1966. The mole: its adaptation to an underground environment. *Journal of Zoology, London,* 149(1): 31–114.
Quimby, D. C. 1951. The life history and ecology of the jumping mouse, *Zapus hudsonius. Ecological Monographs,* 21(1): 61–95.

Rabb, G. B., and Mary S. Rabb. 1963. On the behavior and breeding biology of the African pipid frog *Hymenochirus boettigeri. Zeitschrift für Tierpsychologie,* 20(2): 215–241.
Rabb, G. B., J. H. Woolpy, and B. E. Ginsburg. 1967. Social relationships in a group of captive wolves. *American Zoologist,* 7(2): 305–311.
Radakov, D. V. 1973. *Schooling in the ecology of fish,* trans. by H. Mills. Halsted Press, Wiley, New York. viii + 173 pp.
Rahm, U. 1961. Verhalten der Schuppentiere (Pholidota). *Handbuch der Zoologie,* 8(10): 32–48.
——— 1969. Notes sur le cri du *Dendrohyrax dorsalis* (Hyracoidea). *Mammalia,* 33(1): 68–79.
Raignier, A. 1972. Sur l'origine des nouvelle sociétés des fourmis voyageuses africaines (Hyménoptères Formicidae, Dorylinae). *Insectes Sociaux,* 19(3): 153–170.
Raignier, A., and J. Van Boven. 1955. Etude taxonomique, biologique et biométrique des *Dorylus* du sous-genre *Anomma* (Hymenoptera Formicidae). *Annales du Musée Royal du Congo Belge, Tervuren* (Belgium), n.s. 4 (Sciences Zoologiques) 2: 1–359.
Ralls, Katherine. 1971. Mammalian scent marking. *Science,* 171: 443–449.
Rand, A. L. 1941. Development and enemy recognition of the curve-billed thrasher *Toxostoma curvirostre. Bulletin of the American Museum of Natural History,* 78: 213–242.
——— 1953. Factors affecting feeding rates of anis. *Auk,* 70(1): 26–30.
——— 1954. Social feeding behavior of birds. *Fieldiana, Zoology* (Chicago): 36(1): 1–71.
Rand, A. S. 1967a. The adaptive significance of territoriality in iguanid lizards. In W. W. Milstead, ed. (*q.v.*), *Lizard ecology: a symposium,* pp. 106–115.
——— 1967b. Ecology and social organization in the iguanid lizard *Anolis lineatopus. Proceedings of the United States National Museum, Smithsonian Institution,* 122: 1–79.
Rand, A. S., and E. E. Williams. 1970. An estimation of redundancy and information content of anole dewlaps. *American Naturalist,* 104(935): 99–103.
Ransom, T. W. 1971. Ecology and social behavior of baboons (*Papio anubis*) at the Gombe National Park. Ph.D. thesis, University of California, Berkeley.
Ransom, T. W., and B. S. Ransom. 1971. Adult male-infant relations among baboons (*Papio anubis*). *Folia Primatologica,* 16(3,4): 179–195.
Ransom, T. W., and Thelma E. Rowell. 1972. Early social development of feral baboons. In F. E. Poirier, ed. (*q.v.*), *Primate socialization,* pp. 105–144.
Rappaport, R. A. 1971. The sacred in human evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics,* 2:23–44.
Rasa, O. Anne E. 1973. Marking behaviour and its social significance in the African dwarf mongoose, *Helogale undulata rufula. Zeitschrift für Tierpsychologie,* 32(3): 293–318.
Rasmussen, D. I. 1964. Blood group polymorphism and inbreeding in natural populations of the deer mouse *Peromyscus maniculatus. Evolution,* 18(2): 219–229.
Ratcliffe, F. N., F. J. Gay, and T. Greaves. 1952. *Australian termites, the biology, recognition, and economic importance of the common species.* Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, Melbourne. 124 pp.
Rau, P. 1933. *The jungle bees and wasps of Barro Colorado Island* (*with notes on other insects*). Published by the author, Kirkwood, St. Louis County, Mo. 324 pp.
Rawls, J. 1971. *A theory of justice.* Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge. xvi + 607 pp.
Ray, C., W. A. Watkins, and J. J. Burns. 1969. The underwater song of *Erignathus* (bearded seal). *Zoologica, New York,* 54(2): 79–83.
Regnier, F. E., and E. O. Wilson. 1968. The alarm-defence system of the ant *Acanthomyops claviger. Journal of Insect Physiology,* 14(7): 955–970.
——— 1969. The alarm-defence system of the ant *Lasius alienus. Journal of Insect Physiology,* 15(5): 893–898.
——— 1971. Chemical communication and "propaganda" in slave-maker ants. *Science,* 172: 267–269.
Reid, M. J., and J. W. Atz. 1958. Oral incubation in the cichlid fish *Geophagus jurupari* Heckel. *Zoologica, New York,* 43(5): 77–88.
Renner, M. 1960. Das Duftorgan der Honigbiene und die physiologische Bedeutung ihres Lockstoffes. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie,* 43(4): 411–468.
Renner, M., and Margot Baumann. 1964. Über Komplexe von subepidermalen Drüsenzellen (Duftdrüsen?) der Bienenkönigin. *Naturwissenschaften,* 51(3): 68–69.

Rensch, B. 1956. Increase of learning ability with increase of brain size. *American Naturalist*, 90(851): 81–95.
——— 1960. *Evolution above the species level.* Columbia University Press, New York. xvii + 419 pp.
Renský, M. 1966. The systematics of paralanguage. *Travaux linguistiques de Prague*, 2:97–102.
Ressler, R. H., R. B. Cialdini, M. L. Ghoca, and Suzanne M. Kleist. 1968. Alarm pheromone in the earthworm *Lumbricus terrestris. Science*, 161: 597–599.
Rettenmeyer, C. W. 1962. The behavior of millipeds found with neotropical army ants. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 35(4): 377–384.
——— 1963a. The behavior of Thysanura found with army ants. *Annals of the Entomological Society of America*, 56(2): 170–174.
——— 1963b. Behavioral studies of army ants. *Kansas University Science Bulletin*, 44(9): 281–465.
Reynolds, H. C. 1952. Studies on reproduction in the opossum (*Didelphis virginiana virginiana*). *University of California Publications in Zoology*, 52(3): 223–284.
Reynolds, V. 1965. Some behavioural comparisons between the chimpanzee and the mountain gorilla in the wild. *American Anthropologist*, 67(3): 691–706.
——— 1966. Open groups in hominid evolution. *Man*, 1(4): 441–452.
——— 1968. Kinship and the family in monkeys, apes and man. *Man*, 3(2): 209–233.
Reynolds, V., and Frances Reynolds. 1965. Chimpanzees of the Budongo Forest. In I. DeVore, ed. (*q.v.*), *Primate behavior: field studies of monkeys and apes*, pp. 368–424.
Rheingold, Harriet L. 1963a. Maternal behavior in the dog. In Harriet Rheingold, ed. (*q.v.*), *Maternal behavior in mammals*, pp. 169–202.
——— ed. 1963b. *Maternal behavior in mammals.* John Wiley & Sons, New York. viii + 349 pp.
Rhijn, J. G. van. 1973. Behavioural dimorphism in male ruffs, *Philomachus pugnax* (L.). *Behaviour*, 47(3,4): 153–229.
Ribbands, C. R. 1953. *The behaviour and social life of honeybees.* Bee Research Association, London. 352 pp.
Rice, D. W. 1967. Cetaceans. In S. Anderson and J. K. Jones, Jr., eds. (*q.v.*), *Recent mammals of the world: a synopsis of families*, pp. 291–324.
Rice, D. W., and K. W. Kenyon. 1962. Breeding cycles and behavior of Laysan and black-footed albatrosses. *Auk*, 79(4): 517–567.
Richard, Alison. 1970. A comparative study of the activity patterns and behavior of *Alouatta villosa* and *Ateles geoffroyi. Folia Primatologica*, 12(4): 241–263.
Richard, G., ed. 1970. *Territoire et domaine vital.* Masson et Cie, Paris. viii + 125 pp.
Richards, Christina M. 1958. The inhibition of growth in crowded *Rana pipiens* tadpoles. *Physiological Zoology*, 31(2): 138–151.
Richards, K. W. 1973. Biology of *Bombus polaris* Curtis and *B. hyperboreus* Schönherr at Lake Hazen, Northwest Territories (Hymenoptera: Bombini). *Quaestiones Entomologicae*, 9: 115–157.
Richards, O. W. 1927a. The specific characters of the British humblebees (Hymenoptera). *Transactions of the Entomological Society of London*, 75(2): 233–268.
——— 1927b. Sexual selection and allied problems in the insects. *Biological Reviews, Cambridge Philosophical Society*, 2(4): 298–364.
——— 1965. Concluding remarks on the social organization of insect communities. *Symposia of the Zoological Society of London*, 14: 169–172.
——— 1969. The biology of some W. African social wasps (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae). *Memorie Società Entomologica Italiana*, 48(1B): 79–93.
——— 1971. The biology of the social wasps (Hymenoptera, Vespidae). *Biological Reviews, Cambridge Philosophical Society*, 46(4): 483–528.
Richards, O. W., and Maud J. Richards. 1951. Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera Vespidae). *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 102(1): 1–170.
Richardson, W. B. 1942. Ring-tailed cats (*Bassariscus astutus*): their growth and development. *Journal of Mammalogy*, 23(1): 17–26.
Richter-Dyn, Nira, and N. S. Goel. 1972. On the extinction of colonizing species. *Theoretical Population Biology*, 3(4): 406–433.
Ride, W. D. L. 1970. *A guide to the native mammals of Australia.* Oxford University Press, Oxford. xiv + 249 pp.
Ridgway, S. H., ed. 1972. *Mammals of the sea: biology and medicine.* C. C. Thomas, Springfield, Ill. xiv + 812 pp.
Ridpath, M. G. 1972. The Tasmanian native hen, *Tribonyx mortierii*, I–III. *Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, Wildlife Research, East Melbourne*, 17(1): 1–118.
Riemann, J. G., Donna J. Moen, and Barbara J. Thorson. 1967. Female monogamy and its control in houseflies. *Journal of Insect Physiology*, 13(3): 407–418.
Ripley, Suzanne. 1967. Intertroop encounters among Ceylon gray langurs (*Presbytis entellus*). In S. A. Altmann, ed. (*q.v.*), *Social communication among primates*, pp. 237–253.
——— 1970. Leaves and leaf-monkeys. In J. R. Napier and P. H. Napier, eds. (*q.v.*), *Old World monkeys: evolution, systematics, and behavior*, pp. 481–509.
Ripley, S. D. 1952. Territory and sexual behavior in the great Indian rhinoceros, a speculation. *Ecology*, 33(4): 570–573.
——— 1958. Comments on the black and square-lipped rhinoceros species in Africa. *Ecology*, 39(1): 172–174.
——— 1959. Competition between sunbird and honeyeater species in the Moluccan Islands. *American Naturalist*, 93(869): 127–132.
——— 1961. Aggressive neglect as a factor in interspecific competition in birds. *Auk*, 78(3): 366–371.
Roberts, Pamela. 1971. Social interactions of *Galago crassicaudatus. Folia Primatologica*, 14(3,4): 171–181.
Roberts, R. B., and C. H. Dodson. 1967. Nesting biology of two communal bees, *Euglossa imperialis* and *Euglossa ignita* (Hymenoptera: Apidae), including description of larvae. *Annals of the Entomological Society of America*, 60(5): 1007–1014.

Robertson, A., D. J. Drage, and M. H. Cohen. 1972. Control of aggregation in *Dictyostelium discoideum* by an external periodic pulse of cyclic adenosine monophosphate. *Science*, 175: 333–335.
Robertson, D. R. 1972. Social control of sex reversal in a coral-reef fish. *Science*, 177: 1007–1009.
Robins, C. R., C. Phillips, and Fanny Phillips. 1959. Some aspects of the behavior of the blennioid fish *Chaenopsis ocellata* Poey. *Zoologica, New York*, 44(2): 77–84.
Robinson, D. J., and I. McT. Cowan. 1954. An introduced population of the gray squirrel (*Sciurus carolinensis* Gmelin) in British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, 32(3): 261–282.
Rodman, P. S. 1973. Population composition and adaptive organisation among orang-utans of the Kutai Reserve. In R. P. Michael and J. H. Crook, eds. (*q.v.*), *Comparative ecology and behaviour of primates*, pp. 171–209.
Roe, Anne, and G. G. Simpson, eds. 1958. *Behavior and evolution*. Yale University Press, New Haven, Conn. vii + 557 pp.
Roe, F. G. 1970. *The North American buffalo: a critical study of the species in the wild state*, 2d ed. University of Toronto Press, Toronto. xi + 991 pp.
Roelofs, W. L., and A. Comeau. 1969. Sex pheromone specificity: taxonomic and evolutionary aspects in Lepidoptera. *Science*, 165: 398–400.
——— 1971. Sex attractants in Lepidoptera. *Proceedings of the Second International Congress of Pesticide Chemistry, IUPAC, Tel Aviv, Israel*, pp. 91–114.
Rogers, L. L. 1974. Movement patterns and social organization of black bears in Minnesota. Ph.D. thesis, University of Minnesota, Minneapolis.
Rood, J. P. 1970. Ecology and social behavior of the desert cavy (*Microcavia australis*). *American Midland Naturalist*, 83(2): 415–454.
Rood, J. P., and F. H. Test. 1968. Ecology of the spiny rat, *Heteromys anomalus*, at Rancho Grande, Venezuela. *American Midland Naturalist*, 79(1): 89–102.
Roonwal, M. L. 1970. Termites of the Oriental region. In K. Krishna and Frances M. Weesner, eds. (*q.v.*), *Biology of termites*, vol. 2, pp. 315–391.
Ropartz, P. 1966. Contribution à l'étude du déterminisme d'un effet de groupe chez les souris. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 263: 2070–2072.
——— 1968. Olfaction et comportement social chez les rongeurs. *Mammalia*, 32(4): 550–569.
Rose, R. M., J. W. Holaday, and I. S. Bernstein. 1971. Plasma testosterone, dominance rank and aggressive behaviour in male rhesus monkeys. *Nature, London*, 231(5302): 366–368.
Rosen, M. W. 1959. *Water flow about a swimming fish*. Station Technical Publications, NOTS TP 2298. U.S. Naval Ordnance Test Station, China Lake, Calif. iv + 94 pp. [Cited by C. M. Breder, 1965 (*q.v.*).]
Rosen, M. W., and N. E. Cornford. 1971. Fluid friction of fish slimes. *Nature, London*, 234(5323): 49–51.
Rosenblatt, J. S. 1965. The basis of synchrony in the behavioral interaction between the mother and her offspring in the laboratory rat. In B. M. Foss, ed., *Determinants of infant behaviour*, vol. 3, pp. 3–45. Methuen, London. xiii + 264 pp.
——— 1972. Learning in newborn kittens. *Scientific American*, 227(6) (December): 18–25.
Rosenblatt, J. S., and D. S. Lehrman. 1963. Maternal behavior of the laboratory rat. In Harriet L. Rheingold, ed. (*q.v.*), *Maternal behavior in mammals*, pp. 8–57.
Rosenblum, L. A., ed. 1970. *Primate behavior: developments in field and laboratory research*, vol. 1. Academic Press, New York. xii + 400 pp.
——— 1971a. The ontogeny of mother-infant relations in macaques. In H. Moltz, ed. (*q.v.*), *The ontogeny of vertebrate behavior*, pp. 315–367.
——— ed. 1971b. *Primate behavior: developments in field and laboratory research*, vol. 2. Academic Press, New York. xi + 267 pp.
Rosenblum, L. A., and R. W. Cooper, eds. 1968. *The squirrel monkey*. Academic Press, New York. xii + 451 pp.
Rosenson, L. M. 1973. Group formation in the captive greater bushbaby (*Galago crassicaudatus crassicaudatus*). *Animal Behaviour*, 21(1): 67–77.
Rothballer, A. B. 1967. Aggression, defense and neurohumors. In Carmine D. Clemente and D. B. Lindsley, eds. (*q.v.*), *Brain function*, vol. 5, *Aggression and defense, neural mechanisms and social patterns*, pp. 135–170.
Roubaud, E. 1916. Recherches biologiques sur les guêpes solitaires et sociales d'Afrique: la genèse de la vie sociale et l'évolution de l'instinct maternel chez les vespides. *Annales des Sciences Naturelles*, 10th ser. (Zoologie), 1: 1–160.
Roughgarden, J. 1971. Density-dependent natural selection. *Ecology*, 52(3): 453–468.
——— 1974. Species packing and competition function with illustrations from coral reef fish. *Theoretical Population Biology*, 5(2): 163–186.
Rousseau, M. 1971. Un machairodonte dans l'art Aurignacien? *Mammalia*, 35(4): 648–657.
Rovner, J. S. 1968. Territoriality in the sheet-web spider *Linyphia triangularis* (Clerck) (Araneae, Linyphiidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 25(2): 232–242.
Rowell, Thelma E. 1963. Behaviour and female reproductive cycles of rhesus macaques. *Journal of Reproduction and Fertility*, 6: 193–203.
——— 1966a. Forest living baboons in Uganda. *Journal of Zoology, London*, 149(3): 344–364.
——— 1966b. Hierarchy in the organization of a captive baboon group. *Animal Behaviour*, 14(4): 430–443.
——— 1967. A quantitative comparison of the behaviour of a wild and a caged baboon troop. *Animal Behaviour*, 15(4): 499–509.
——— 1969a. Long-term changes in a population of Ugandan baboons. *Folia Primatologica*, 11(4): 241–254.
——— 1969b. Variability in the social organization of primates. In D. Morris, ed. (*q.v.*), *Primate ethology, essays on the socio-sexual behavior of apes and monkeys*, pp. 283–305.

——— 1970. Baboon menstrual cycles affected by social environment. *Journal of Reproduction and Fertility*, 21: 133–141.
——— 1971. Organization of caged groups of *Cercopithecus* monkeys. *Animal Behaviour*, 19(4): 625–645.
——— 1972. *Social behaviour of monkeys*. Penguin Books, Harmondsworth, Middlesex. 203 pp.
Rowell, Thelma E., N. A. Din, and A. Omar. 1968. The social development of baboons in their first three months. *Journal of Zoology, London*, 155(4): 461–483.
Rowell, Thelma E., R. A. Hinde, and Yvette Spencer-Booth. 1964. "Aunt"-infant interaction in captive rhesus monkeys. *Animal Behaviour*, 12(2,3): 219–226.
Rowley, I. 1965. The life history of the superb blue wren, *Malurus cyaneus*. *Emu*, 64(4): 251–297.
Ruelle, J. E. 1970. A revision of the termites of the genus *Macrotermes* from the Ethiopian Region (Isoptera: Termitidae). *Bulletin of the British Museum of Natural History, Entomology*, 24: 365–444.
Rumbaugh, D. M. 1970. Learning skills of anthropoids. In L. A. Rosenblum, ed. (*q.v.*), *Primate behavior: developments in field and laboratory research*, vol. 1, pp. 1–70.
Russell, Eleanor. 1970. Observations on the behaviour of the red kangaroo (*Megaleia rufa*) in captivity. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 27(4): 385–404.
Ryan, E. P. 1966. Pheromone: evidence in a decapod crustacean. *Science*, 151: 340–341.
Ryland, J. S. 1970. *Bryozoans*. Hutchinson University Library, London. 175 pp.

Saayman, G. S. 1971a. Behaviour of the adult males in a troop of free-ranging chacma baboons (*Papio ursinus*). *Folia Primatologica*, 15(1,2): 36–57.
——— 1971b. Grooming behaviour in a troop of free-ranging chacma baboons (*Papio ursinus*). *Folia Primatologica*, 16(3,4): 161–178.
Saayman, G. S., C. K. Tayler, and D. Bower. 1973. Diurnal activity cycles in captive and free-ranging Indian Ocean bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus* Ehrenburg). *Behaviour*, 44(3,4): 212–233.
Sabater Pi, J. 1972. Contribution to the ecology of *Mandrillus sphinx* Linnaeus 1758 of Rio Muni (Republic of Equatorial Guinea). *Folia Primatologica*, 17(4): 304–319.
——— 1973. Contribution to the ecology of *Colobus polykomos satanas* (Waterhouse, 1838) of Rio Muni, Republic of Equatorial Guinea. *Folia Primatologica*, 19(2,3): 193–207.
Sackett, G. P. 1970. Unlearned responses, differential rearing experiences, and the development of social attachments by rhesus monkeys. In L. A. Rosenblum, ed. (*q.v.*), *Primate behavior: developments in field and laboratory research*, vol. 1, pp. 111–140.
Sade, D. S. 1965. Some aspects of parent-offspring and sibling relations in a group of rhesus monkeys, with a discussion of grooming. *American Journal of Physical Anthropology*, 23(1): 1–17.
——— 1967. Determinants of dominance in a group of free-ranging rhesus monkeys. In S. A. Altmann, ed. (*q.v.*), *Social communication among primates*, pp. 99–114.
Sadleir, R. M. F. S. 1965. The relationship between agonistic behaviour and population changes in the deermouse, *Peromyscus maniculatus* (Wagner). *Journal of Animal Ecology*, 34(2): 331–352.
Sahlins, M. D. 1959. The social life of monkeys, apes and primitive man. In J. N. Spuhler, ed., *The evolution of man's capacity for culture*, pp. 54–73. Wayne State University Press, Detroit, Mich. 79 pp.
Saint Girons, M.-C. 1967. Etude du genre *Apodemus* Kaup, 1829 en France (suite et fin). *Mammalia*, 31(1): 55–100.
Sakagami, S. F. 1954. Occurrence of an aggressive behaviour in queenless hives, with considerations on the social organization of honeybee. *Insectes Sociaux*, 1(4): 331–343.
——— 1960. Ethological peculiarities of the primitive social bees, *Allodape* Lepeletier and allied genera. *Insectes Sociaux*, 7(3): 231–249.
——— 1971. Ethosoziologischer Vergleich zwischen Honigbienen und stachellosen Bienen. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 28(4): 337–350.
Sakagami, S. F., and Y. Akahira. 1960. Studies on the Japanese honeybee, *Apis cerana cerana* Fabricius: 8, two opposing adaptations in the post-stinging behavior of honeybees. *Evolution*, 14(1): 29–40.
Sakagami, S. F., and K. Fukushima. 1957. *Vespa dybowskii* André as a facultative temporary social parasite. *Insectes Sociaux*, 4(1): 1–12.
Sakagami, S. F., and K. Hayashida. 1968. Bionomics and sociology of the summer matrifilial phase in the social halictine bee, *Lasioglossum duplex*. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University*, 6th ser. (Zoology), 16(3): 413–513.
Sakagami, S. F., and S. Laroca. 1963. Additional observations on the habits of the cleptobiotic stingless bees, the genus *Lestrimelitta* Friese (Hymenoptera, Apoidea). *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University*, 6th ser. (Zoology), 15(2): 319–339.
Sakagami, S. F., and C. D. Michener. 1962. *The nest architecture of the sweat bees (Halictinae): a comparative study of behavior*. University of Kansas Press, Lawrence. 135 pp.
Sakagami, S. F., Maria J. Montenegro, and W. E. Kerr. 1965. Behavior studies of the stingless bees, with special reference to the oviposition process: 5, *Melipona quadrifasciata anthidioides* Lepeletier. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University*, 6th ser. (Zoology), 15(4): 578–607.
Sakagami, S. F., and Y. Oniki. 1963. Behavior studies of the stingless bees, with special reference to the oviposition process: 1, *Melipona compressipes manaosensis* Schwarz. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University*, 6th ser. (Zoology), 15(2): 300–318.
Sakagami, S. F., and K. Yoshikawa. 1968. A new ethospecies of *Stenogaster* wasps from Sarawak, with a comment on the value of ethological characters in animal taxonomy. *Annotationes Zoologicae Japonensis*, 41(2): 77–84.
Sakagami, S. F., and R. Zucchi. 1965. Winterverhalten einer neotropischen Hummel, *Bombus atratus*, innerhalb des Beobachtungskastens: ein Beitrag zur Biologie der Hummeln. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University*, 6th ser. (Zoology), 15(4): 712–762.

Sale, P. F. 1972. Effect of cover on agonistic behavior of a reef fish: a possible spacing mechanism. *Ecology*, 53(4): 753–758.

Salt, G. 1936. Experimental studies in insect parasitism: 4, the effect of superparasitism on populations of *Trichogramma evanescens*. *Journal of Experimental Biology*, 13: 363–375.

Sanders, C. J. 1970. The distribution of carpenter ant colonies in the spruce-fir forests of northeastern Ontario. *Ecology*, 51(5): 865–873.

——— 1971. Sex pheromone specificity and taxonomy of budworm moths (Choristoneura). *Science*, 171: 911–913.

Sanders, C. J., and F. B. Knight. 1968. Natural regulation of the aphid *Pterocomma populifoliae* on bigtooth aspen in northern lower Michigan. *Ecology*, 49(2): 234–244.

Sands, W. A. 1957. The soldier mandibles of the Nasutitermitinae (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux*, 4(1): 13–24.

——— 1972. The soldierless termites of Africa (Isoptera: Termitidae). *Bulletin of the British Museum of Natural History, Entomology*, supplement 18. 244 pp.

Santschi, F. 1920. Fourmis du genre *Bothriomyrmex* Emery (systématique et moeurs). *Revue Zoologique Africaine*, 7(3): 201–224.

Sauer, E. G. F., and Eleonore M. Sauer. 1963. The South-West African bush-baby of the *Galago senegalensis* group. *Journal of the South West Africa Scientific Society*, 16: 5–35. [Synopsis in J. R. Napier and P. H. Napier, 1967 (*q.v.*).]

——— 1972. Zur Biologie der kurzohrigen Elefantenspitzmaus. *Zeitschrift des Kölner Zoo*, 15(4): 119–139.

Savage, T. S., and J. Wyman. 1843–1844. Observations on the external characters and habits of the Troglodytes Niger, Geoff. and on its organization. *Boston Journal of Natural History*, 4(3): 362–376; 4(4): 377–386.

Schaller, G. B. 1961. The orang-utan in Sarawak. *Zoologica, New York*, 46(2): 73–82.

——— 1963. *The mountain gorilla: ecology and behavior.* University of Chicago Press, Chicago. xviii + 431 pp.

——— 1965a. The behavior of the mountain gorilla. In I. DeVore, ed. (*q.v.*), *Primate behavior: field studies of monkeys and apes*, pp. 324–367.

——— 1965b. *The year of the gorilla.* Ballantine Books, New York. 285 pp.

——— 1967. *The deer and the tiger: a study of wildlife in India.* University of Chicago Press, Chicago. ix + 370 pp.

——— 1970. This gentle and elegant cat. *Natural History*, 79(6): 30–39.

——— 1972. *The Serengeti lion: a study of predator-prey relations.* University of Chicago Press, Chicago. xiii + 480 pp.

Schaller, G. B., and G. R. Lowther. 1969. The relevance of carnivore behavior to the study of early hominids. *Southwestern Journal of Anthropology*, 25(4): 307–341.

Scheffer, V. B. 1958. *Seals, sea lions, and walruses: a review of the Pinnipedia.* Stanford University Press, Stanford, Calif. x + 179 pp.

Schein, M. W., and M. H. Fohrman. 1955. Social dominance relationships in a herd of dairy cattle. *British Journal of Animal Behaviour*, 3(2): 45–55.

Schenkel, R. 1947. Ausdrucks-Studien an Wölfen. Gefangenschafts-Beobachtungen. *Behaviour*, 1(2): 81–129.

——— 1966a. Zum Problem der Territorialität und des Markierens bei Säugern—am Beispiel des Schwarzen Nashorns und des Löwens: *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 23(5): 593–626.

——— 1966b. Play, exploration and territoriality in the wild lion. *Symposia of the Zoological Society of London*, 18: 11–22.

——— 1967. Submission: its features and function in the wolf and dog. *American Zoologist*, 7(2): 319–329.

Scherba, G. 1964. Species replacement as a factor affecting distribution of *Formica opaciventris* Emery (Hymenoptera: Formicidae). Journal of the New York Entomological Society, 72: 231–237.

Scheven, J. 1958. Beitrag zur Biologie der Schmarotzerfeldwespen *Sulcopolistes atrimandibularis* Zimm., *S. semenowi* F. Morawitz und *S. sulcifer* Zimm. *Insectes Sociaux*, 5(4): 409–437.

Schevill, W. E. 1964. Underwater sounds of cetaceans. In W. N. Tavolga, ed. (*q.v.*), *Marine bio-acoustics*, pp. 307–316.

Schevill, W. E., and W. A. Watkins. 1962. *Whale and porpoise voices: a phonograph record.* Contribution no. 1320. Woods Hole Oceanographic Institution, Woods Hole, Mass. 24 pp.

Schiller, P. H. 1952. Innate constituents of complex responses in primates. *Psychological Review*, 59(3): 177–191.

——— 1957. Innate motor action as a basis of learning. In Claire H. Schiller, trans. and ed., *Instinctive behavior: the development of a modern concept*, pp. 264–287. International Universities Press, New York. xix + 328 pp.

Schjelderup-Ebbe, T. 1922. Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuhns. *Zeitschrift für Psychologie*, 88(3–5): 225–252.

——— 1923. Weitere Beiträge zur Sozial- und Individualpsychologie des Haushuhns. *Zeitschrift für Psychologie*, 92(1,2): 60–87.

——— 1935. Social behavior of birds. In C. A. Murchison, ed., *A handbook of social psychology*, pp. 947–972. Clark University Press, Worcester, Mass. xii + 1195 pp.

Schloeth, R. 1961. Das Sozialleben des Camargue-Rindes. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 18(5): 575–627.

Schmid, B. 1939. Psychologische Beobachtungen und Versuche an einem jungen, männlichen Ameisenbären (*Myrmecophaga tridactylus* L.). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 2(2): 117–126.

Schneider, D. 1969. Insect olfaction: deciphering system for chemical messages. *Science*, 163: 1031–1037.

Schneirla, T. C. 1933. Studies on army ants in Panama. *Journal of Comparative Psychology*, 15(2): 267–299.

——— 1938. A theory of army-ant behavior based upon the analysis of activities in a representative species. *Journal of Comparative Psychology*, 25(1): 51–90.

——— 1940. Further studies on the army-ant behavior pattern. Mass-organization in the swarm-raiders. *Journal of Comparative Psychology*, 29(3): 401–460.

——— 1946. Problems in the biopsychology of social organization. *Journal of Abnormal and Social Psychology*, 41(4): 385–402.

——— 1956. A preliminary survey of colony division and related proc-

esses in two species of terrestrial army ants. *Insectes Sociaux*, 3(1): 49–69.
——— 1971. *Army ants: a study in social organization*, ed. by H. R. Topoff. W. H. Freeman, San Francisco. xxii + 349 pp.
Schneirla, T. C., and R. Z. Brown. 1952. Sexual broods and the production of young queens in two species of army ants. *Zoologica, New York*, 37(1): 5–32.
Schneirla, T. C., and G. Piel. 1948. The army ant. *Scientific American*, 178(6) (June): 16–23.
Schneirla, T. C., J. S. Rosenblatt, and Ethel Tobach. 1963. Maternal behavior in the cat. In Harriet L. Rheingold, ed. (*q.v.*), *Maternal behavior in mammals*, pp. 122–168.
Schoener, T. W. 1965. The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of birds. *Evolution*, 19(2): 189–213.
——— 1967. The ecological significance of sexual dimorphism in size in the lizard *Anolis conspersus*. *Science*, 155: 474–477.
——— 1968a. Sizes of feeding territories among birds. *Ecology*, 49(1): 123–141.
——— 1968b. The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 49(4): 704–726.
——— 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2: 369–404.
——— 1973. Population growth regulated by intraspecific competition for energy or time: some simple representations. *Theoretical Population Biology*, 4(1): 56–84.
Schoener, T. W., and Amy Schoener. 1971a. Structural habitats of West Indian *Anolis* lizards: 1, lowland Jamaica. *Breviora*, 368. 53 pp.
——— 1971b. Structural habitats of West Indian *Anolis* lizards: 2, Puerto Rican uplands. *Breviora*, 375. 39 pp.
Schopf, T. J. M. 1973. Ergonomics of polymorphism: its relation to the colony as the unit of natural selection in species of the phylum Ectoprocta. In R. S. Boardman, A. H. Cheetham, and W. A. Oliver, Jr., eds. (*q.v.*), *Animal colonies: development and function through time*, pp. 247–294.
Schremmer, F. 1972. Beobachtungen zur Biologie von *Apoica pallida* (Olivier, 1791), einer neotropischen sozialen Faltenwespe (Hymmenoptera, Vespidae). *Insectes Sociaux*, 19(4): 343–357.
Schull, W. J., and J. V. Neel. 1965. *The effects of inbreeding on Japanese children*. Harper & Row, New York. xii + 419 pp.
Schultz, A. H. 1958. The occurrence and frequency of pathological and teratological conditions and of twinning among non-human primates. *Primatologia, Handbuch der Primatenkunde*, 1: 965–1014.
Schultze-Westrum, T. 1965. Innerartliche Verständigung durch Düfte beim Gleitbeutler *Petaurus breviceps papuanus* Thomas (Marsupialia, Phalangeridae). *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 50(2): 151–220.
Schusterman, R. J., and R. G. Dawson. 1968. Barking, dominance, and territoriality in male sea lions. *Science*, 160: 434–436.
Schwarz, H. F. 1948. Stingless bees (Meliponidae) of the western hemisphere. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 90. xvii + 546 pp.
Scott, J. F. 1971. *Internalization of norms: a sociological theory of moral commitment*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J. xviii + 237 pp.
Scott, J. P. 1967. The evolution of social behavior in dogs and wolves. *American Zoologist*, 7(2): 373–381.
——— 1968. Evolution and domestication of the dog. *Evolutionary Biology*, 2: 243–275.
Scott, J. P., and E. Fredericson. 1951. The causes of fighting in mice and rats. *Physiological Zoology*, 24(4): 273–309.
Scott, J. P., and J. L. Fuller. 1965. *Genetics and the social behavior of the dog*. University of Chicago Press, Chicago. xviii + 468 pp.
Scott, J. W. 1942. Mating behavior of the sage grouse. *Auk*, 59(4): 477–498.
——— 1950. A study of the phylogenetic or comparative behavior of three species of grouse. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 51(6): 1062–1073.
Scudo, F. M. 1967. The adaptive value of sexual dimorphism: 1, anisogamy. *Evolution*, 21(2): 285–291.
Seay, B. 1966. Maternal behavior in primiparous and multiparous rhesus monkeys. *Folia Primatologica*, 4(2): 146–168.
Sebeok, T. A. 1962. Coding in the evolution of signalling behavior. *Behavioral Science*, 7(4): 430–442.
——— 1963. Communication among social bees; porpoises and sonar; man and dolphin. *Language*, 39(3): 448–466.
——— 1965. Animal communication. *Science*, 147: 1006–1014.
——— ed. 1968. *Animal communication: techniques of study and results of research*. Indiana University Press, Bloomington. xviii + 686 pp.
Seemanova, Eva. 1972. (Quoted by *Time*, October 9, 1972, p. 58.)
Seitz, A. 1955. Untersuchungen über angeborene Verhaltensweisen bei Caniden: III, Beobachtungen an Marderhunden (*Nyctereutes procyonoides* Gray). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 12(3): 463–489.
Sekiguchi, K., and S. F. Sakagami. 1966. Structure of foraging population and related problems in the honeybee, with considerations on the division of labour in bee colonies. *Report of the Hokkaido National Agricultural Experiment Station* (Hitsujigaoka, Sapporo, Japan), no. 69. 65 pp.
Selander, R. K. 1965. On mating systems and sexual selection. *American Naturalist*, 99(906): 129–141.
——— 1966. Sexual dimorphism and differential niche utilization in birds. *Condor*, 68(2): 113–151.
——— 1972. Sexual selection and dimorphism in birds. In B. Campbell, ed. (*q.v.*), *Sexual selection and the descent of man, 1871–1971*, pp. 180–230.
Selous, E. 1927. *Realities of bird life*. Constable, London.
Selye, H. 1956. *The stress of life*. McGraw-Hill Book Co., New York. xviii + 324 pp.
Seton, E. T. 1909. *Life-histories of northern animals: an account of the mammals of Manitoba*, 2 vols. Charles Scribner's Sons, New York. Vol. 1: xxx + 673 pp.; vol. 2: xii + 590 pp.
Sexton, O. J. 1960. Some aspects of the behavior and of the territory

of a dendrobatid frog, *Prostherapis trinitatis. Ecology,* 41(1): 107–115.
——— 1962. Apparent territorialism in *Leptodactylus insularum* Barbour. *Herpetologica,* 18(3): 212–214.
Shank, C. C. 1972. Some aspects of behaviour in a population of feral goats (*Capra hircus* L.). *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 30(5): 488–528.
Shannon, C. E., and W. Weaver. 1949. *The mathematical theory of communication.* University of Illinois Press, Urbana. 117 pp.
Sharp, W. M., and Louise H. Sharp. 1956. Nocturnal movement and behavior of wild raccoons at a winter feeding station. *Journal of Mammalogy,* 37(2): 170–177.
Shaw, Evelyn. 1962. The schooling of fishes. *Scientific American,* 206(6) (June): 128–138.
——— 1970. Schooling in fishes: critique and review. In L. R. Aronson, Ethel Tobach, D. S. Lehrman, and J. S. Rosenblatt, eds. (*q.v.*), *Development and evolution of behavior: essays in memory of T. C. Schneirla,* pp. 452–480.
Shearer, D., and R. Boch. 1965. 2-Heptanone in the mandibular gland secretion of the honey-bee. *Nature, London,* 206(4983): 530.
Shepher, J. 1972. [A news report of his studies of marriage in Israeli kibbutzes in "Science and the citizen," *Scientific American,* 227(6) (December): 43.]
Shettleworth, Sara J. 1972. Constraints on learning. *Advances in the Study of Behavior,* 4: 1–68.
Shillito, Joy F. 1963. Field observations on the growth, reproduction and activity of a woodland population of the common shrew *Sorex araneus* L. *Proceedings of the Zoological Society of London,* 140(1): 99–114.
Shoemaker, H. H. 1939. Social hierarchy in flocks of the canary. *Auk,* 56(4): 381–406.
Shorey, H. H. 1970. Sex pheromones of Lepidoptera. In D. L. Wood, R. M. Silverstein, and M. Nakajima, eds. (*q.v.*), *Control of insect behavior by natural products,* pp. 249–284.
Short, L. 1961. Interspecies flocking of birds of montane forest in Oaxaca, Mexico. *Wilson Bulletin,* 73(4): 341–347.
Shuleikin, V. V. 1968. *Marine physics.* Nauka Publishing House, Moscow. [Cited by D. V. Radakov, 1973 (*q.v.*).]
Siegel, R. W., and L. W. Cohen. 1962. The intracellular differentiation of cilia. *American Zoologist,* 2(4): 558.
Sikes, Sylvia K. 1971. *The natural history of the African elephant.* Elsevier, New York. xxvi + 397 pp.
Silberglied, R. E., and O. R. Taylor. 1973. Ultraviolet differences between the sulfur butterflies, *Colias eurytheme* and *C. philodice,* and a possible isolating mechanism. *Nature, London,* 241(5389): 406–408.
Silén, L. 1942. Origin and development of the cheilo-ctenostomatous stem of Bryozoa. *Zoologiska Bidrag,* Uppsala, 22: 1–59.
——— 1975. Polymorphism. In R. M. Woollacott, ed., *The biology of bryozoans.* Academic Press, New York. (In press.)
Silverstein, R. M. 1970. Attractant pheromones of Coleoptera. In M. Beroza, ed. (*q.v.*), *Chemicals controlling insect behavior,* pp. 21–40.
Simberloff, D. S., and E. O. Wilson. 1969. Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands. *Ecology,* 50(2): 278–296.
Simmons, J. A., E. G. Wever, and J. M. Pylka. 1971. Periodical cicada: sound production and hearing. *Science,* 171: 212–213.
Simmons, K. E. L. 1951. Interspecific territorialism. *Ibis,* 93(3): 407–413.
——— 1955. Studies on great crested grebes. *Avicultural Magazine,* 61(1): 3–13; 61(2): 93–102; 61(3): 131–146; 61(4): 181–201; 61(5): 235–253; 61(6): 294–316.
——— 1970. Ecological determinants of breeding adaptations and social behaviour in two fish-eating birds. In J. H. Crook, ed. (*q.v.*), *Social behaviour in birds and mammals,* pp. 37–77.
Simon, H. A. 1962. The architecture of complexity. *Proceedings of the American Philosophical Society,* 106(6): 467–482.
Simonds, P. E. 1965. The bonnet macaque in South India. In I. DeVore, ed. (*q.v.*), *Primate behavior: field studies of monkeys and apes,* pp. 175–196.
Simons, E. L., and P. C. Ettel. 1970. Gigantopithecus. *Scientific American,* 222(1) (January): 76–85.
Simpson, G. G. 1944. *Tempo and mode in evolution.* Columbia University Press, New York. xviii + 237 pp.
——— 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History,* 85. xvi + 350 pp.
——— 1953. *The major features of evolution.* Columbia University Press, New York. xx + 434 pp.
——— 1961. *Principles of animal taxonomy.* Columbia University Press, New York. xii + 247 pp.
Simpson, T. L. 1973. Coloniality among the Porifera. In R. S. Boardman, A. H. Cheetham, and W. A. Oliver, Jr., eds. (*q.v.*), *Animal colonies: development and function through time,* pp. 549–565.
Sinclair, A. R. E. 1970. Studies of the ecology of the East African buffalo. Ph.D. thesis, Oxford University, Oxford. [Cited by H. Kruuk, 1972 (*q.v.*).]
Sipes, R. G. 1973. War, sports and aggression: an empirical test of two rival theories. *American Anthropologist,* 75(1): 64–86.
Skaife, S. H. 1953. Subsocial bees of the genus *Allodape* Lep. & Serv. *Journal of the Entomological Society of South Africa,* 16(1): 3–16.
——— 1954a. The black-mound termite of the Cape, *Amitermes atlanticus* Fuller. *Transactions of the Royal Society of South Africa,* 34(1): 251–271.
——— 1954b. Caste differentiation among termites. *Transactions of the Royal Society of South Africa,* 34(2): 345–353.
——— 1955. *Dwellers in darkness.* Longmans, Green, London. x + 134 pp.
Skinner, B. F. 1966. The phylogeny and ontogeny of behavior. *Science,* 153: 1205–1213.
Skutch, A. F. 1935. Helpers at the nest. *Auk,* 52(3): 257–273.
——— 1959. Life history of the groove-billed ani. *Auk,* 76(3): 281–317.
——— 1961. Helpers among birds. *Condor,* 63(3): 198–226.
Sladen, F. W. L. 1912. *The humble-bee, its life-history and how to domes-*

ticate it, with descriptions of all the British species of Bombus and Psithyrus. Macmillan Co., London. xiii + 283 pp.

Slijper, E. J. 1962. *Whales.* Hutchinson, London. 475 pp.

Slobin, D. 1971. *Psycholinguistics.* Scott, Foresman, Glenview, Ill. xii + 148 pp.

Slobodkin, L. B., and A. Rapoport. 1974. An optimal strategy of evolution. *Quarterly Review of Biology,* 49(3): 181–200.

Smith, C. C. 1968. The adaptive nature of social organization in the genus of tree squirrels *Tamiasciurus. Ecological Monographs,* 38(1): 31–63.

Smith, E. A. 1968. Adoptive suckling in the grey seal. *Nature, London,* 217(5130): 762–763.

Smith, H. M. 1943. Size of breeding populations in relation to egg-laying and reproductive success in the eastern red-wing (*Agelaius p. phoeniceus*). *Ecology,* 24(2): 183–207.

Smith, M. R. 1936. *Distribution of the Argentine ant in the United States and suggestions for its control or eradication.* U.S. Department of Agriculture, Circular no. 387. 39 pp.

Smith, N. G. 1968. The advantages of being parasitized. *Nature, London,* 219(5155): 690–694.

Smith, W. J. 1963. Vocal communication in birds. *American Naturalist,* 97(893): 117–125.

——— 1969a. Messages of vertebrate communication. *Science,* 165: 145–150.

——— 1969b. Displays of *Sayornis phoebe* (Aves, Tyrannidae). *Behaviour,* 33(3,4): 283–322.

Smith, W. J., Sharon L. Smith, Elizabeth C. Oppenheimer, Jill G. de Villa, and F. A. Ulmer. 1973. Behavior of a captive population of black-tailed prairie dogs: annual cycle of social behavior. *Behaviour,* 46(3,4): 189–220.

Smyth, M. 1968. The effects of removal of individuals from a population of bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Journal of Animal Ecology,* 37(1): 167–183.

Smythe, N. 1970a. The adaptive value of the social organization of the coati (*Nasua narica*). *Journal of Mammalogy,* 51(4): 818–820.

——— 1970b. On the existence of "pursuit invitation" signals in mammals. *American Naturalist,* 104(938): 491–494.

Snow, Carol J. 1967. Some observations on the behavioral and morphological development of coyote pups. *American Zoologist,* 7(2): 353–355.

Snow, D. W. 1958. *A study of blackbirds.* Allen and Unwin, London. 192 pp.

——— 1961. The natural history of the oilbird, *Steatornis caripensis,* in Trinidad, W.I.: 1, general behavior and breeding habits. *Zoologica, New York,* 46(1): 27–48.

——— 1963. The evolution of manakin displays. *Proceedings of the Thirteenth International Ornithological Congress, Ithaca, 1962,* pp. 553–561.

Snyder, N. 1967. An alarm reaction of aquatic gastropods to intraspecific extract. *Memoirs of the Cornell University Agricultural Experiment Station,* 403: 1–222.

Snyder, R. L. 1961. Evolution and integration of mechanisms that regulate population growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.,* 47(4): 449–455.

Sody, H. J. V. 1959. Das javanische Nashorn, *Rhinoceros sondaicus. Zeitschrift für Säugetierkunde,* 24(3,4): 109–240.

Solomon, M. E. 1969. *Population dynamics.* St. Martin's Press, New York. 60 pp.

Sondheimer, E., and J. B. Simeone, eds. 1970. *Chemical ecology.* Academic Press, New York. xvi + 336 pp.

Sorenson, M. W. 1970. Behavior of tree shrews. In L. A. Rosenblum, ed. (*q.v.*), *Primate behavior: developments in field and laboratory research,* vol. 1, pp. 141–193.

Sorokin, P. 1957. *Social and cultural dynamics.* Porter Sargent, Boston. 719 pp.

Soulié, J. 1960a. Des considérations écologiques peuvent-elles apporter une contribution à la connaissance du cycle biologique des colonies de *Cremastogaster* (Hymenoptera-Formicoidea). *Insectes Sociaux,* 7(3): 283–295.

——— 1960b. La "sociabilité" des *Cremastogaster* (Hymenoptera-Formicoidea). *Insectes Sociaux,* 7(4): 369–376.

——— 1964. Le contrôle par les ouvrières de la monogynie des colonies chez *Sphaerocrema striatula* (Myrmicidae, Cremastogastrini). *Insectes Sociaux,* 11(4): 383–388.

Southern, H. N. 1948. Sexual and aggressive behaviour in the wild rabbit. *Behaviour,* 1(3,4): 173–194.

Southwick, C. H., ed. 1963. *Primate social behavior: an enduring problem.* Van Nostrand Co., Princeton, N.J. viii + 191 pp.

——— 1967. An experimental study of intragroup agonistic behavior in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Behaviour,* 28(1,2): 182–209.

——— 1969. Aggressive behaviour of rhesus monkeys in natural and captive groups. In S. Garattini and E. B. Sigg, eds. (*q.v.*), *Aggressive behaviour,* pp. 32–43.

——— ed. 1970. *Animal aggression: selected readings.* Van Nostrand Reinhold, New York. xii + 229 pp.

Southwick, C. H., Mirza Azhar Beg, and M. R. Siddiqi. 1965. Rhesus monkeys in North India. In I. DeVore, ed. (*q.v.*), *Primate behavior: field studies of monkeys and apes,* pp. 111–159.

Southwick, C. H., and M. R. Siddiqi. 1967. The role of social tradition in the maintenance of dominance in a wild rhesus group. *Primates,* 8(4): 341–353.

Sowls, L. K. 1974. Social behaviour of the collared peccary, *Dicotyles tajacu* (L.). In V. Geist and F. Walther, eds. (*q.v.*), *The behaviour of ungulates and its relation to management,* vol. 1, pp. 144–165.

Sparks, J. H. 1965. On the role of allopreening invitation behaviour in reducing aggression among red avadavats, with comments on its evolution in the Spermestidae. *Proceedings of the Zoological Society of London,* 145(3): 387–403.

——— 1969. Allogrooming in primates: a review. In D. Morris, ed. (*q.v.*), *Primate ethology: essays on the socio-sexual behavior of apes and monkeys,* pp. 190–225.

Spencer-Booth, Yvette. 1968. The behaviour of group companions towards rhesus monkey infants. *Animal Behaviour,* 16(4): 541–557.

——— 1970. The relationships between mammalian young and conspecifics other than mothers and peers: a review. *Advances in the Study of Behavior*, 3: 119–194.

Spencer-Booth, Yvette, and R. A. Hinde. 1967. The effects of separating rhesus monkey infants from their mothers for six days. *Journal of Child Psychology and Psychiatry*, 7: 179–197.

——— 1971. The effects of thirteen days maternal separation on infant rhesus monkeys compared with those of shorter and repeated separations. *Animal Behaviour*, 19(3): 595–605.

Spieth, H. T. 1968. Evolutionary implications of sexual behavior in *Drosophila*. *Evolutionary Biology*, 2: 157–193.

Spradbery, J. P. 1965. The social organization of wasp communities. *Symposia of the Zoological Society of London*, 14: 61–96.

——— 1973. *Wasps: an account of the biology and natural history of solitary and social wasps*. Sidgwick and Jackson, London, xvi + 408 pp.

Stains, H. J. 1967. Carnivores and pinnipeds. In S. Anderson and J. K. Jones, Jr., eds. (*q.v.*), *Recent mammals of the world: a synopsis of families*, pp. 325–354.

Stamps, Judy A. 1973. Displays and social organization in female *Anolis aeneus*. *Copeia*, 1973, no. 2, pp. 264–272.

Starr, R. C. 1968. Cellular differentiation in *Volvox*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, 59(4): 1082–1088.

Starrett, A. 1967. Hystricoid, erethizontoid, cavioid, and chinchilloid rodents. In S. Anderson and J. K. Jones, Jr., eds. (*q.v.*), *Recent mammals of the world: a synopsis of families*, pp. 254–272.

Stefanski, R. A. 1967. Utilization of the breeding territory in the black-capped chickadee. *Condor*, 69(3): 259–267.

Steiner, A. L. 1971. Play activity of Columbian ground squirrels. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 28(3): 247–261.

Stenger, Judith. 1958. Food habits and available food of ovenbirds in relation to territory size. *Auk*, 75(3): 335–346.

Stenger, Judith, and J. B. Falls. 1959. The utilized territory of the ovenbird. *Wilson Bulletin*, 71(2): 125–140.

Stephens, J. S., Jr., R. K. Johnson, G. S. Key, and J. E. McCosker. 1970. The comparative ecology of three sympatric species of California blennies of the genus *Hypsoblennius* Gill (Teleostomi, Blenniidae). *Ecological Monographs*, 40(2): 213–233.

Sterba, G. 1962. *Freshwater fishes of the world*. Pet Library, Cooper Square, New York. 877 pp.

Sterndale, R. A. 1884. *Natural history of the Mammalia of India and Ceylon*. Calcutta. [Cited by L. H. Matthews, 1971 (*q.v.*).]

Števčić, Z. 1971. Laboratory observations on the aggregations of the spiny spider crab (*Maja squinado* Herbst). *Animal Behaviour*, 19(1): 18–25.

Stevenson, Joan G. 1969. Song as a reinforcer. In R. A. Hinde, ed. (*q.v.*), *Bird vocalizations: their relation to current problems in biology and psychology*, pp. 49–60.

Stewart, R. E., and J. W. Aldrich. 1951. Removal and repopulation of breeding birds in a spruce-fir forest community. *Auk*, 68(4): 471–482.

Steyn, J. J. 1954. The pugnacious ant (*Anoplolepis custodiens* Smith) and its relation to the control of citrus scales at Letaba. *Memoirs of the Entomological Society of South Africa*, no. 3. iii + 96 pp.

Stiles, F. G. 1971. Time, energy, and territoriality of the Anna hummingbird (*Calypte anna*). *Science*, 173: 818–821.

Stiles, F. G., and L. L. Wolf. 1970. Hummingbird territoriality at a tropical flowering tree. *Auk*, 87(3): 467–491.

Stimson, J. 1970. Territorial behavior of the owl limpet, *Lottia gigantea*. *Ecology*, 51(1): 113–118.

Stirling, I. 1971. Studies on the behaviour of the South Australian fur seal, *Arctocephalus forsteri* (Lesson), 1, 2. *Australian Journal of Zoology*, 19(3): 243–273.

——— 1972. Observations on the Australian sea lion, *Neophoca cinerea* (Peron). *Australian Journal of Zoology*, 20(3): 271–279.

Stones, R. C., and C. L. Hayward. 1968. Natural history of the desert woodrat, *Neotoma lepida*. *American Midland Naturalist*, 80(2): 458–476.

Struhsaker, T. T. 1967a. Behavior of vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *University of California Publications in Zoology*, 82. 64 pp.

——— 1967b. Social structure among vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Behaviour*, 29(2–4): 83–121.

——— 1967c. Auditory communication among vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). In S. A. Altmann, ed. (*q.v.*), *Social communication among primates*, pp. 281–324.

——— 1967d. Ecology of vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*) in the Masai-Amboseli Game Reserve, Kenya. *Ecology*, 48(6): 891–904.

——— 1969. Correlates of ecology and social organization among African cercopithecines. *Folia Primatologica*, 11(1,2): 80–118.

——— 1970a. Phylogenetic implications of some vocalizations of *Cercopithecus* monkeys. In J. R. Napier and P. H. Napier eds. (*q.v.*), *Old World monkeys: evolution, systematics, and behavior*, pp. 365–444.

——— 1970b. Notes on *Galagoides demidovii* in Cameroon. *Mammalia*, 34(2): 207–211.

Struhsaker, T. T., and J. S. Gartlan. 1970. Observations on the behaviour and ecology of the patas monkey (*Erythrocebus patas*) in the Wazas Reserve, Cameroon. *Journal of Zoology, London*, 161(1): 49–63.

Struhsaker, T. T., and P. Hunkeler. 1971. Evidence of tool-using by chimpanzees in the Ivory Coast. *Folia Primatologica*, 15(3,4): 212–219.

Stuart, A. M. 1960. Experimental studies on communication in termites. Ph.D. thesis, Harvard University, Cambridge, Mass. 95 pp.

——— 1963. Studies on the communication of alarm in the termite *Zootermopsis nevadensis* (Hagen), Isoptera. *Physiological Zoology*, 36(1): 85–96.

——— 1969. Social behavior and communication. In K. Krishna and Frances M. Weesner, eds. (*q.v.*), *Biology of termites*, vol. 1, pp. 193–232.

——— 1970. The role of chemicals in termite communication. In J. W. Johnston, D. G. Moulton, and A. Turk, eds. (*q.v.*), *Advances in chemoreception*, vol. 1, *Communication by chemical signals*, pp. 79–106.

Stuewer, F. W. 1943. Raccoons: their habits and management in Michigan. *Ecological Monographs,* 13(2): 203–257.
Stumper, R. 1950. Les associations complexes des fourmis. Commensalisme, symbiose et parasitisme. *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique,* 84(4): 376–399.
Subramoniam, Swarna. 1957. Some observations on the habits of the slender loris, *Loris tardigradus* (Linnaeus). *Journal of the Bombay Natural History Society,* 54(2): 387–398.
Sudd, J. H. 1963. How insects work in groups. *Discovery,* June, pp. 15–19.
——— 1967. *An introduction to the behaviour of ants.* Arnold, London. viii + 200 pp.
Sugiyama, Y. 1960. On the division of a natural troop of Japanese monkeys at Takasakiyama. *Primates,* 2(2): 109–148.
——— 1967. Social organization of hanuman langurs. In S. A. Altmann, ed. (*q.v.*), *Social communication among primates,* pp. 221–236.
——— 1968. Social organization of chimpanzees in the Budongo Forest, Uganda. *Primates,* 9(3): 225–258.
——— 1969. Social behavior of chimpanzees in the Budongo Forest, Uganda. *Primates,* 10(3,4): 197–225.
——— 1971. Characteristics of the social life of bonnet macaques (*Macaca radiata*). *Primates,* 12(3,4): 247–266.
——— 1972. Social characteristics and socialization of wild chimpanzees. In F. E. Poirier, ed. (*q.v.*), *Primate socialization,* pp. 145–163.
——— 1973. Social organization of wild chimpanzees. In C. R. Carpenter, ed. (*q.v.*), *Behavioral regulators of behavior in primates,* pp. 68–80.
Summers, F. M. 1938. Some aspects of normal development in the colonial ciliate *Zoothamnium alternans. Biological Bulletin, Marine Biological Laboratory, Woods Hole,* 74(1): 117–129.
Suzuki, A. 1969. An ecological study of chimpanzees in a savanna woodland. *Primates,* 10(2): 103–148.
——— 1971. Carnivory and cannibalism observed among forest-living chimpanzees. *Journal of the Anthropological Society of Nippon,* 79(1): 30–48.
Sved, J. A., T. E. Reed, and W. F. Bodmer. 1967. The number of balanced polymorphisms that can be maintained in a natural population. *Genetics,* 55(3): 469–481.
Szlep, Raja, and T. Jacobi. 1967. The mechanism of recruitment to mass foraging in colonies of *Monomorium venustum* Smith, *M. subopacum* ssp. *phoenicium* Em., *Tapinoma israelis* For. and *T. simothi* v. *phoenicium* Em. *Insectes Sociaux,* 14(1): 25–40.

Taber, F. W. 1945. Contribution on the life history and ecology of the nine-banded armadillo. *Journal of Mammalogy,* 26(3): 211–226.
Talbot, Mary. 1943. Population studies of the ant, *Prenolepis imparis* Say. *Ecology,* 24(1): 31–44.
——— 1957. Population studies of the slave-making ant *Leptothorax duloticus* and its slave *Leptothorax curvispinosus. Ecology,* 38(3): 449–456.
——— 1967. Slave-raids of the ant *Polyergus lucidus* Mayr. *Psyche, Cambridge,* 74(4): 299–313.
Talbot, Mary, and C. H. Kennedy. 1940. The slave-making ant, *Formica sanguinea subintegra* Emery, its raids, nuptial flights and nest structure. *Annals of the Entomological Society of America,* 33(3): 560–577.
Talmadge, R. V., and G. D. Buchanan. 1954. The armadillo: a review of its natural history, ecology, anatomy, and reproductive physiology. *Rice Institute Pamphlet, Houston,* 41(2): 1–135. [Cited by J. F. Eisenberg, 1966 (*q.v.*).]
Tavistock, H. W. 1931. The food-shortage theory. *Ibis,* 13th ser., 1: 351–354.
Tavolga, Margaret C. 1966. Behavior of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*); social interactions in a captive colony. In K. S. Norris, ed. (*q.v.*), *Whales, dolphins and porpoises,* pp. 718–730.
Tavolga, Margaret C., and F. S. Essapian. 1957. The behavior of the bottle-nosed dolphin (*Tursiops truncatus*): mating, pregnancy, parturition, and mother-infant behavior. *Zoologica, New York,* 42(1): 11–31.
Tavolga, W. N., ed. 1964. *Marine bio-acoustics.* Pergamon, New York. xiv + 413 pp.
Tayler, C. K., and G. S. Saayman. 1973. Imitative behaviour by Indian Ocean bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) in captivity. *Behaviour,* 44(3,4): 286–298.
Taylor, L. H. 1939. Observations on social parasitism in the genus *Vespula* Thomson. *Annals of the Entomological Society of America,* 32(2): 304–315.
Teleki, G. 1973. *The predatory behavior of wild chimpanzees.* Bucknell University Press, Lewisburg, Pa. 232 pp.
Tembrock, G. 1968. Land mammals. In T. A. Sebeok, ed. (*q.v.*), *Animal communication: techniques of study and results of research,* pp. 338–404.
Tener, J. S. 1954. A preliminary study of the musk-oxen of Fosheim Peninsula, Ellesmere Island, N.W.T. *Canada Wildlife Service, Wildlife Management Bulletin,* 1st ser., no. 9. 34 pp. [Cited by L. D. Mech, 1970 (*q.v.*).]
——— 1965. *Muskoxen in Canada: a biological and taxonomic review.* Department of Northern Affairs and National Resources, Ottawa. 166 pp.
Test, F. H. 1954. Social aggressiveness in an amphibian. *Science,* 120: 140–141.
Tevis, L. 1950. Summer behavior of a family of beavers in New York State. *Journal of Mammalogy,* 31(1): 40–65.
Thaxter, R. 1892. On the Myxobacteriaceae, a new order of Schizomycetes. *Botanical Gazette,* 17: 389–406.
Theodor, J. L. 1970. Distinction between "self" and "not-self" in lower invertebrates. *Nature, London,* 227(5259): 690–692.
Thielcke, G. 1965. Gesangsgeographische Variation des Gartenbaumläufers (*Certhia brachydactyla*) in Hinblick auf das Artbildungsproblem. *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 22(5): 542–566.
——— 1969. Geographic variation in bird vocalizations. In R. A. Hinde, ed. (*q.v.*), *Bird vocalizations: their relation to current problems in biology and psychology: essays presented to W. H. Thorpe,* pp. 311–339.

Thielcke, G., and Helga Thielcke. 1970. Die sozialen Funktionen verschiedener Gesangsformen des Sonnenvogels (*Leiothrix lutea*). *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 27(2): 177–185.

Thiessen, D. D. 1964. Population density, mouse genotype, and endocrine function in behavior. *Journal of Comparative and Physiological Psychology,* 57(3): 412–416.

——— 1973. Footholds for survival. *American Scientist,* 61(3): 346–351.

Thiessen, D. D., H. C. Friend, and G. Lindzey. 1968. Androgen control of territorial marking in the Mongolian gerbil. *Science,* 160: 432–433.

Thiessen, D. D., K. Owen, and G. Lindzey. 1971. Mechanisms of territorial marking in the male and female Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Journal of Comparative and Physiological Psychology,* 77(1): 38–47.

Thiessen, D. D., and P. Yahr. 1970. Central control of territorial marking in the Mongolian gerbil. *Physiology and Behavior,* 5: 275–278.

Thines, G., and B. Heuts. 1968. The effect of submissive experiences on dominance and aggressive behaviour of *Xiphophorus* (Pisces, Poeciliidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 25(2): 139–154.

Thoday, J. M. 1953. Components of fitness. *Symposia of the Society for Experimental Biology,* 7: 96–113.

——— 1964. Genetics and integration of reproductive systems. *Symposia of the Royal Entomological Society of London,* 2: 108–119.

Thompson, W. L. 1960. Agonistic behavior in the house finch: 2, factors in aggressiveness and sociality. *Condor,* 62(5): 378–402.

Thompson, W. R. 1957. Influence of prenatal maternal anxiety on emotionality in young rats. *Science,* 125: 698–699.

——— 1958. Social behavior. In Anne Roe and G. G. Simpson, eds. (*q.v.*), *Behavior and evolution,* pp. 291–310.

Thorpe, W. H. 1954. The process of song-learning in the chaffinch as studied by means of the sound spectrograph. *Nature, London,* 173(4402): 465–469.

——— 1961. *Bird-song: the biology of vocal communication and expression in birds.* Cambridge University Press, Cambridge. xii + 143 pp.

——— 1963a. *Learning and instinct in animals,* 2d ed. Methuen, London. xii + 558 pp.

——— 1963b. Antiphonal singing in birds as evidence for avian auditory reaction time. *Nature, London,* 197(4869): 774–776.

——— 1972a. The comparison of vocal communication in animals and man. In R. A. Hinde, ed. (*q.v.*), *Non-verbal communication,* pp. 27–47.

——— 1972b. Vocal communication in birds. In R. A. Hinde, ed. (*q.v.*), *Non-verbal communication,* pp. 153–176.

Thorpe, W. H., and M. E. W. North. 1965. Origin and significance of the power of vocal imitation: with special reference to the antiphonal singing of birds. *Nature, London,* 208(5007): 219–222.

——— 1966. Vocal imitation in the tropical bou-bou shrike *Laniarius aethiopicus major* as a means of establishing and maintaining social bonds. *Ibis,* 108(3): 432–435.

Thorpe, W. H., and O. L. Zangwill, eds. 1961. *Current problems in animal behaviour.* Cambridge University Press, Cambridge. xiv + 424 pp.

Tiger, L. 1969. *Men in groups.* Random House, New York. xx + 254 pp.

Tiger, L., and R. Fox. 1971. *The imperial animal.* Holt, Rinehart and Winston, New York. xi + 308 pp.

Tinbergen, L. 1960. The natural control of insects in pinewoods: I, factors influencing the intensity of predation by songbirds. *Archives Néerlandaises de Zoologie, Leydig,* 13(3): 265–336.

Tinbergen, N. 1939. Field observations of East Greenland birds: II, the behavior of the snow bunting (*Plectrophenax nivalis subnivalis* [Brehm]) in spring. *Transactions of the Linnaean Society of New York,* 5: 1–94.

——— 1951. *The study of instinct.* Clarendon Press of Oxford University Press, Oxford. xii + 228 pp.

——— 1952. "Derived" activities; their causation, biological significance, origin, and emancipation during evolution. *Quarterly Review of Biology,* 27(1): 1–32.

——— 1953. *The herring gull's world: a study of the social behaviour of birds.* Collins, London. xvi + 255 pp.

——— 1959. Comparative studies of the behaviour of gulls (Laridae): a progress report. *Behaviour,* 15(1,2): 1–70.

——— 1960. The evolution of behavior in gulls. *Scientific American,* 203(6) (December): 118–130.

——— 1967. Adaptive features of the black-headed gull *Larus ridibundus* L. *Proceedings of the Fourteenth International Ornithological Congress, Oxford, 1966,* pp. 43–59.

Tinbergen, N., M. Impekoven, and D. Franck. 1967. An experiment on spacing-out as a defence against predation. *Behaviour,* 28(3,4): 307–321.

Tinkle, D. W. 1965. Population structure and effective size of a lizard population. *Evolution,* 19(4): 569–573.

——— 1967. The life and demography of the side-blotched lizard, *Uta stansburiana. Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor,* 132. 182 pp.

——— 1969. The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards. *American Naturalist,* 103(933): 501–516.

Tobias, P. V. 1973. Implications of the new age estimates of the early South African hominids. *Nature, London,* 246(5428): 79–83.

Todd, J. H. 1971. The chemical language of fishes. *Scientific American,* 224(5) (May): 99–108.

Todt, D. 1970. Die antiphonen Paargesänge des ostafrikanischen Grassängers *Cisticola hunteri prinioides* Neumann. *Journal für Ornithologie,* 111(3,4): 332–356.

Tokuda, K., and G. D. Jensen. 1968. The leader's role in controlling aggressive behavior in a monkey group. *Primates,* 9(4): 319–322.

Tordoff, H. B. 1954. Social organization and behavior in a flock of captive, nonbreeding red crossbills. *Condor,* 56(6): 346–358.

Tretzel, E. 1966. Artkennzeichnende und reaktionsauslösende Komponenten im Gesang der Heidelerche (*Lullula arborea*). *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, Jena, 1965,* pp. 367–380.

Trivers, R. L. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology*, 46(4): 35–57.
——— 1972. Parental investment and sexual selection. In B. Campbell, ed. (*q.v.*), *Sexual selection and the descent of man, 1871–1971*, pp. 136–179.
——— 1974. Parent-offspring conflict. *American Zoologist*, 14(1): 249–264.
——— 1975. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science*. (In press.)
Trivers, R. L., and D. E. Willard. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, 179: 90–92.
Troughton, E. L. 1966. *Furred animals of Australia*, 8th ed., rev. Livingston Publishing Co., Wynnewood, Pa. xxxii + 376 pp.
Truman, J. W., and Lynn M. Riddiford. 1974. Hormonal mechanisms underlying insect behaviour. *Advances in Insect Physiology*, 10: 297–352.
Trumler, E. 1959. Das "Rossigkeitsgesicht" und ähnliches Ausdrucksverhalten bei Einhufern. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 16(4): 478–488.
Tschanz, B. 1968. Trottellummen. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, supplement 4. 103 pp.
Tsumori, A. 1967. Newly acquired behavior and social interactions of Japanese monkeys. In S. A. Altmann, ed. (*q.v.*), *Social communication among primates*, pp. 207–219.
Tsumori, A., M. Kawai, and R. Motoyoshi. 1965. Delayed response of wild Japanese monkeys by the sand-digging method: 1, case of the Koshima troop. *Primates*, 6(2): 195–212.
Tucker, D., and N. Suzuki. 1972. Olfactory responses to Schreckstoff of catfish. *Proceedings of the Fourth International Symposium on Olfaction and Taste, Starnberg, Germany*, pp. 121–127.
Turnbull, C. M. 1968. The importance of flux in two hunting societies. In R. B. Lee and I. DeVore, eds. (*q.v.*), *Man the hunter*, pp. 132–137.
——— 1972. *The mountain people*. Touchstone Books, Simon and Schuster, New York. 309 pp.
Turner, C. D., and J. T. Bagnara. 1971. *General endocrinology*, 5th ed. W. B. Saunders Co., Philadelphia. x + 659 pp.
Turner, E. R. A. 1964. Social feeding in birds. *Behaviour*, 24(1,2): 1–46.
Turner, F. B., R. I. Jennrich, and J. D. Weintraub. 1969. Home ranges and body size of lizards. *Ecology*, 50(6): 1076–1081.
Tyler, Stephanie. 1972. The behaviour and social organization of the New Forest ponies. *Animal Behaviour Monographs*, 5(2): 85–196.

Ullrich, W. 1961. Zur Biologie und Soziologie der Colobusaffen (*Colobus guereza caudatus* Thomas 1885). *Zoologische Garten, Leipzig*, n.s. 25(6): 305–368.
Urquhart, F. A. 1960. *The monarch butterfly*. University of Toronto Press, Toronto, xxiv + 361 pp.
Uzzell, T. 1970. Meiotic mechanisms of naturally occurring unisexual vertebrates. *American Naturalist*, 104(939): 433–445.

Valone, J. A., Jr. 1970. Electrical emissions in *Gymnotus carapo* and their relation to social behavior. *Behaviour*, 37(1,2): 1–14.
Vandenbergh, J. G. 1967. The development of social structure in free-ranging rhesus monkeys. *Behaviour*, 29(2–4): 179–194.
——— 1971. The effects of gonadal hormones on the aggressive behaviour of adult golden hamsters (*Mesocriçetus auratus*). *Animal Behaviour*, 19(3): 589–594.
Van Denburgh, J. 1914. The gigantic land tortoises of the Galapagos Archipelago. *Proceedings of the California Academy of Sciences, San Francisco*, 4th ser. 2(1): 203–374.
Van Deusen, H. M., and J. K. Jones, Jr. 1967. Marsupials. In S. Anderson and J. K. Jones, Jr., eds. (*q.v.*), *Recent mammals of the world: a synopsis of families*, pp. 61–86.
Van Valen, L. 1971. Group selection and the evolution of dispersal. *Evolution*, 25(4): 591–598.
Varley, Margaret, and D. Symmes. 1966. The hierarchy of dominance in a group of macaques. *Behaviour*, 27(1,2): 54–75.
Vaughan, T. A. 1972. *Mammalogy*. W. B. Saunders Co., Philadelphia. viii + 463 pp.
Velthuis, H. H. V., and J. van Es. 1964. Some functional aspects of the mandibular glands of the queen honeybee. *Journal of Apicultural Research*, 3(1): 11–16.
Verheyen, R. 1954. *Monographie éthologique de l'hippopotame* (Hippopotamus amphibius *Linné*). Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge. Exploration du Parc National Albert, Brussels. 91 pp.
Verner, J. 1965. Breeding biology of the long-billed marsh wren. *Condor*, 67(1): 6–30.
Verner, J., and Gay H. Engelsen. 1970. Territories, multiple nest building, and polygyny in the long-billed marsh wren. *Auk*, 87(3): 557–567.
Verner, J., and Mary F. Willson. 1966. The influence of habitats on mating systems of North American passerine birds. *Ecology*, 47(1): 143–147.
Vernon, W., and R. Ulrich. 1966. Classical conditioning of pain-elicited aggression. *Science*, 152: 668–669.
Verron, H. 1963. Rôle des stimuli chimiques dans l'attraction sociale chez *Calotermes flavicollis* (Fabr.). *Insectes Sociaux*, 10(2): 167–184; 10(3): 185–296; 10(4): 297–335.
Verts, B. J. 1967. *The biology of the striped skunk*. University of Illinois Press, Urbana. xiv + 218 pp.
Verwey, J. 1930. Die Paarungsbiologie des Fischreihers. *Zoologische Jahrbücher, Abteilungen Physiologie*, 48: 1–120.
Vince, Margaret A. 1969. Embryonic communication, respiration and the synchronization of hatching. In R. A. Hinde, ed. (*q.v.*), *Bird vocalizations: their relations to current problems in biology and psychology*, pp. 233–260.
Vincent, F. 1968. La sociabilité du galago de Demidoff. *La Terre et la Vie*, 115(1): 51–56.
Vincent, R. E. 1958. Observations of red fox behavior. *Ecology*, 39(4): 755–757.
Voeller, B. 1971. Developmental physiology of fern gametophytes: relevance for biology. *BioScience*, 21(6): 266–270.
Vos, A. de, P. Brokx, and V. Geist. 1967. A review of social behavior of

the North American cervids during the reproductive period. *American Midland Naturalist,* 77(2): 390–417.
Vuilleumier, F. 1967. Mixed species flocks in Patagonian forests, with remarks on interspecies flock formation. *Condor,* 69(4): 400–404.

Waddington, C. H. 1957. *The strategy of the genes: a discussion of some aspects of theoretical biology.* George Allen and Unwin, London. x + 262 pp.
Wahlund, S. 1928. Zusammensetzung von Populationen und Korrelationserscheinungen vom Standpunkt der Vererbungslehre aus betrachtet. *Hereditas,* 11: 65–106.
Walker, E. P., ed. 1964. *Mammals of the world,* vol. 3, *A classified bibliography.* Johns Hopkins Press, Baltimore. ix + 769 pp.
Wallace, B. 1958. The average effect of radiation-induced mutations on viability in *Drosophila melanogaster. Evolution,* 12(4): 532–556.
——— 1968. *Topics in population genetics.* W. W. Norton, New York. x + 481 pp.
——— 1973. Misinformation, fitness, and selection. *American Naturalist,* 107(953): 1–7.
Wallis, D. I. 1961. Food-sharing behaviour of the ants *Formica sanguinea* and *Formica fusca. Behaviour,* 17(1): 17–47.
Waloff, Z. 1966. *The upsurges and recessions of the desert locust plague: an historical survey.* Anti-Locust Memoir no. 8. Anti-Locust Research Centre, London. 111 pp.
Walther, F. R. 1964. Verhaltensstudien an der Gattung *Tragelaphus* De Blainville, 1816, in Gefangenschaft, unter besonderer Berücksichtigung des Sozialverhaltens. *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 21(4): 393–467.
——— 1969. Flight behaviour and avoidance of predators in Thomson's gazelle (*Gazella thomsoni* Guenther 1884). *Behaviour,* 34(3): 184–221.
Ward, P. 1965. Feeding ecology of the black-faced dioch *Quelea quelea* in Nigeria. *Ibis,* 107(2): 173–214.
Waring, G. H. 1970. Sound communications of black-tailed, white-tailed, and Gunnison's prairie dogs. *American Midland Naturalist,* 83(1): 167–185.
Warren, J. M., and R. J. Maroney. 1958. Competitive social interaction between monkeys. *Journal of Social Psychology,* 48: 223–233.
Washburn, S. L., ed. 1961. *Social life of early man.* Viking Fund Publications in Anthropology no. 31. Aldine Publishing Co., Chicago. ix + 299 pp.
——— ed. 1963. *Classification and human evolution.* Viking Fund Publications in Anthropology no. 37. Aldine Publishing Co., Chicago. viii + 371 pp.
——— 1970. Comment on: "A possible evolutionary basis for aesthetic appreciation in men and apes." *Evolution,* 24(4): 824–825.
——— 1971. On understanding man. *Rehovot, Weizmann Institute of Science,* 6(2): 22–29.
Washburn, S. L., and Virginia Avis. 1958. Evolution of human behavior. In Anne Roe and G. G. Simpson, eds. (*q.v.*), *Behavior and evolution,* pp. 421–436.
Washburn, S. L., and I. DeVore. 1961. The social life of baboons. *Scientific American,* 204(6) (June): 62–71.
Washburn, S. L., and D. A. Hamburg. 1965. The implications of primate research. In I. DeVore, ed. (*q.v.*), *Primate behavior: field studies of monkeys and apes,* pp. 607–622.
Washburn, S. L., and R. S. Harding. 1970. Evolution of primate behavior. In F. O. Schmitt, ed., *Neural and behavioral evolution. Neurosciences: second study program,* pp. 39–47. Rockefeller University Press, New York. 1068 pp.
Washburn, S. L., and F. C. Howell. 1960. Human evolution and culture. In S. Tax, ed., *Evolution after Darwin,* vol. 2, *Evolution of man,* pp. 33–56. University of Chicago Press, Chicago. viii + 473 pp.
Washburn, S. L., Phyllis C. Jay, and Jane B. Lancaster. 1968. Field studies of Old World monkeys and apes. *Science,* 150: 1541–1547.
Wasmann, E. 1915. Neue Beiträge zur Biologie von *Lomechusa* und *Atemeles,* mit kritischen Bemerkungen über das echte Gastverhältnis. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie,* 114(2): 233–402.
Watson, A. 1967. Population control by territorial behaviour in red grouse. *Nature, London,* 215(5107): 1274–1275.
——— ed. 1970. *Animal populations in relation to their food resources.* Blackwell Scientific Publications, Oxford. xx + 477 pp.
Watson, A., and D. Jenkins. 1968. Experiments on population control by territorial behaviour in red grouse. *Journal of Animal Ecology,* 37(3): 595–614.
Watson, A., and R. Moss. 1971. Spacing as affected by territorial behavior, habitat and nutrition in red grouse (*Lagopus l. scoticus*). In A. H. Esser, ed. (*q.v.*), *Behavior and environment: the use of space by animals and men,* pp. 92–111.
Watson, J. A. L., J. J. C. Nel, and P. H. Hewitt. 1972. Behavioural changes in founding pairs of the termite, *Hodotermes mossambicus. Journal of Insect Physiology,* 18(2): 373–387.
Watts, C. R., and A. W. Stokes. 1971. The social order of turkeys. *Scientific American,* 224(6) (June): 112–118.
Wautier, V. 1971. Un phénomène social chez les coléoptères: le grégarisme des *Brachinus* (Caraboïdea Brachinidae). *Insectes Sociaux,* 18(3): 1–84.
Way, M. J. 1953. The relationship between certain ant species with particular reference to biological control of the coreid, *Theraptus* sp. *Bulletin of Entomological Research,* 44(4): 669–691.
——— 1954a. Studies of the life history and ecology of the ant *Oecophylla longinoda* Latreille. *Bulletin of Entomological Research,* 45(1): 93–112.
——— 1954b. Studies on the association of the ant *Oecophylla longinoda* (Latr.) (Formicidae) with the scale insect *Saissetia zanzibarensis* Williams (Coccidae). *Bulletin of Entomological Research,* 45(1): 113–134.
——— 1963. Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. *Annual Review of Entomology,* 8: 307–344.
Weber, M. 1964. *The sociology of religion,* trans. by E. Fischoff, with

an introduction by T. Parsons. Beacon Press, Boston. lxx + 304 pp.
Weber, N. A. 1943. Parabiosis in Neotropical "ant gardens." *Ecology*, 24(3): 400–404.
——— 1944. The Neotropical coccid-tending ants of the genus *Acropyga* Roger. *Annals of the Entomological Society of America*, 37(1): 89–122.
——— 1966. Fungus-growing ants. *Science*, 153: 587–604.
——— 1972. *Gardening ants: the attines*. Memoirs of the American Philosophical Society no. 92. American Philosophical Society, Philadelphia. xx + 146 pp.
Wecker, S. C. 1963. The role of early experience in habitat selection by the prairie deer mouse, *Peromyscus maniculatus bairdi*. *Ecological Monographs*, 33(4): 307–325.
Weeden, Judith Stenger. 1965. Territorial behavior of the tree sparrow. *Condor*, 67(3): 193–209.
Weeden, Judith Stenger, and J. B. Falls. 1959. Differential responses of male ovenbirds to recorded songs of neighboring and more distant individuals. *Auk*, 76(3): 343–351.
Weesner, Frances M. 1970. Termites of the Nearctic region. In K. Krishna and Frances M. Weesner, eds. (*q.v.*), *Biology of termites*, vol. 2, pp. 477–525.
Weir, J. S. 1959. Egg masses and early larval growth in *Myrmica*. *Insectes Sociaux*, 6(2): 187–201.
Weismann, A. 1891. *Essays upon heredity and kindred biological problems*, 2d ed. Clarendon Press, Oxford. xv + 471 pp.
Weiss, P. A. 1970. *Life, order, and understanding: a theme in three variations*. Graduate Journal, University of Texas, supplement 8. 157 pp.
Weiss, R. F., W. Buchanan, Lynne Altstatt, and J. P. Lombardo. 1971. Altruism is rewarding. *Science*, 171: 1262–1263.
Welch, B. L., and Annemarie S. Welch. 1969. Aggression and the biogenic amine neurohumors. In S. Garattini and E. B. Sigg, eds. (*q.v.*), *Aggressive behaviour*, pp. 188–202.
Weller, M. W. 1968. The breeding biology of the parasitic black-headed duck. *Living Bird*, 7: 169–207.
Wemmer, C. 1972. Comparative ethology of the large-spotted genet, *Genetta tigrina*, and related viverrid genera. Ph.D. thesis, University of Maryland, College Park.
Wesson, L. G. 1939. Contributions to the natural history of *Harpagoxenus americanus* (Hymenoptera: Formicidae). *Transactions of the American Entomological Society*, 65: 97–122.
——— 1940. Observations on *Leptothorax duloticus*. *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society*, 35(3): 73–83.
West, Mary Jane. 1967. Foundress associations in polistine wasps: dominance hierarchies and the evolution of social behavior. *Science*, 157: 1584–1585.
West, Mary Jane, and R. D. Alexander. 1963. Sub-social behavior in a burrowing cricket *Anurogryllus muticus* (De Geer): Orthoptera: Gryllidae. *Ohio Journal of Science*, 63(1): 19–24.
Weygoldt, P. 1972. Geisselskorpione und Geisselspinnen (*Uropygi* und *Amblypygi*). *Zeitschrift des Kölner Zoo*, 15(3): 95–107.
Wharton, C. H. 1950. Notes on the life history of the flying lemur. *Journal of Mammalogy*, 31(3): 269–273.
Wheeler, W. M. 1904. A new type of social parasitism among ants. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 20(30): 347–375.
——— 1910. *Ants: their structure, development and behavior*. Columbia University Press, New York. xxv + 663 pp.
——— 1916. The Australian ants of the genus *Onychomyrmex*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard*, 60(2): 45–54.
——— 1918. A study of some ant larvae with a consideration of the origin and meaning of social habits among insects. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 57: 293–343.
——— 1921. A new case of parabiosis and the "ant gardens" of British Guiana. *Ecology*, 2(2): 89–103.
——— 1922. Ants of the American Museum Congo Expedition, a contribution to the myrmecology of Africa: VII, keys to the genera and subgenera of ants; VIII, a synonymic list of the ants of the Ethiopian region; IX, a synonymic list of the ants of the Malagasy Region. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 45(1): 631–1055.
——— 1923. *Social life among the insects*. Harcourt, Brace, New York. vii + 375 pp.
——— 1925. A new guest-ant and other new Formicidae from Barro Colorado Island, Panama. *Biological Bulletin, Marine Biological Laboratory, Woods Hole*, 49(3): 150–181.
——— 1927a. *Emergent evolution and the social*. Kegan Paul, Trench Trubner, London. 57 pp.
——— 1927b. The physiognomy of insects. *Quarterly Review of Biology*, 2(1): 1–36.
——— 1928. *The social insects: their origin and evolution*. Harcourt, Brace, New York. xviii + 378 pp.
——— 1930. Social evolution. In E. V. Cowdry, ed. (*q.v.*), *Human biology and racial welfare*, pp. 139–155.
——— 1933. *Colony-founding among ants, with an account of some primitive Australian species*. Harvard University Press, Cambridge. x + 179 pp.
——— 1934. A second revision of the ants of the genus *Leptomyrmex* Mayr. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard*, 77(3): 69–118.
——— 1936. Ecological relations of ponerine and other ants to termites. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 71(3): 159–243.
Whitaker, J. O., Jr. 1963. A study of the meadow jumping mouse, *Zapus hudsonius* (Zimmerman) in central New York. *Ecological Monographs*, 33(3): 215–254.
White, H. C. 1970. *Chains of opportunity: system models of mobility in organizations*. Harvard University Press, Cambridge. xvi + 418 pp.
White, J. E. 1964. An index of the range of activity. *American Midland Naturalist*, 71(2): 369–373.
White, Sheila J., and R. E. C. White. 1970. Individual voice production in gannets. *Behaviour*, 37(1,2): 40–54.

Whitehead, G. K. 1972. *The wild goats of Great Britain and Ireland.* David and Charles, Newton Abbot, U.K. 184 pp.

Whiting, J. W. M. 1968. Discussion, "Are the hunter-gatherers a cultural type?" In R. B. Lee and I. DeVore, eds. (*q.v.*), *Man the hunter,* pp. 336–339.

Whittaker, R. H., and P. P. Feeny. 1971. Allelochemics: chemical interactions between species. *Science,* 171: 757–770.

Whitten, W. K., and F. H. Bronson. 1970. The role of pheromones in mammalian reproduction. In J. W. Johnston, Jr., D. G. Moulton, and A. Turk, eds. (*q.v.*), *Advances in chemoreception,* vol. 1, *Communication by chemical signals,* pp. 309–325.

Wickler, W. 1962. Ei-Attrapen und Maulbrüten bei afrikanischen Cichliden. *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 19(2): 129–164.

——— 1963. Zur Klassifikation der Cichlidae, am Beispiel der Gattungen *Tropheus, Petrochromis, Haplochromis* und *Hemihaplochromis* n. gen. (Pisces, Perciformes). *Senckenbergiana Biologica,* 44(2): 83–96.

——— 1967a. Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik. In G. Heberer, ed., *Die Evolution der Organismen,* vol. 1, pp. 420–508. G. Fischer, Stuttgart. xvi + 754 pp.

——— 1967b. Specialization of organs having a signal function in some marine fish. *Studies in Tropical Oceanography, Miami,* 5: 539–548.

——— 1969a. Zur Soziologie des Brabantbuntbarsches, *Tropheus moorei* (Pisces, Cichlidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 26(8): 967–987.

——— 1969b. Socio-sexual signals and their intra-specific imitation among primates. In D. Morris, ed. (*q.v.*), *Primate ethology: essays on the socio-sexual behavior of apes and monkeys,* pp. 89–189.

——— 1972a. *The sexual code: the social behavior of animals and men.* Doubleday, Garden City, N.Y. xxxi + 301 pp. (Translated from *Sind Wir Sünder?,* Droemer Knaur, Munich, 1969.)

——— 1972b. Aufbau und Paarspezifität des Gesangsduettes von *Laniarius funebris* (Aves, Passeriformes, Laniidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 30(5): 464–476.

——— 1972c. Deuttieren zwischen artverschiedenen Vögeln im Freiland. *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 31(1): 98–103.

Wickler, W., and Uta Seibt. 1970. Das Verhalten von *Hymenocera picta* Dana, einer Seesterne fressenden Garnele (Decapoda, Natantia, Gnathophyllidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 27(3): 352–368.

Wickler, W., and Dagmar Uhrig. 1969a. Verhalten und ökologische Nische der Gelbflügelfledermaus, *Lavia frons* (Geoffroy) (Chiroptera, Megadermatidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 26(6): 726–736.

——— 1969b. Bettelrufe, Antwortszeit und Rassenunterschiede im Begrüssungsduett des Schmuckbartvogels *Trachyphonus d'arnaudii. Zeitschrift für Tierpsychologie,* 26(6): 651–661.

Wiegert, R. G. 1974. Competition: a theory based on realistic, general equations of population growth. *Science,* 185: 539–542.

Wiener, N. 1948. Time, communication, and the nervous system. *Annals of the New York Academy of Sciences,* 50(4): 197–220.

Wilcox, R. S. 1972. Communication by surface waves: mating behavior of a water strider (Gerridae). *Journal of Comparative Physiology,* 80(3): 255–266.

Wiley, R. H. 1973. Territoriality and non-random mating in sage grouse, *Centrocercus urophasianus. Animal Behaviour Monographs,* 6(2): 85–169.

——— 1974. Evolution of social organization and life history patterns among grouse (Aves: Tetraonidae). *Quarterly Review of Biology,* 49(3): 201–227.

Wille, A., and C. D. Michener. 1973. The nest architecture of stingless bees with special reference to those of Costa Rica (Hymenoptera: Apidae). *Revista de Biología Tropica* (Universidad de Costa Rica, San José), 21 (supplement 1): 1–278.

Wille, A., and E. Orozco. 1970. The life cycle and behavior of the social bee *Lasioglossum* (*Dialictus*) *umbripenne* (Hymenoptera: Halictidae). *Revista de Biología Tropica* (Universidad de Costa Rica, San José), 17(2): 199–245.

Williams, C. B. 1964. *Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative biology.* Academic Press, New York. vii + 324 pp.

Williams, Elizabeth, and J. P. Scott. 1953. The development of social behavior patterns in the mouse in relation to natural periods. *Behaviour,* 6(1): 35–65.

Williams, E. C. 1941. An ecological study of the floor fauna of the Panama rain forest. *Bulletin of the Chicago Academy of Science,* 6(4): 63–124.

Williams, E. E. 1972. The origin of faunas, evolution of lizard congeners in a complex island fauna: a trial analysis. *Evolutionary Biology,* 6: 47–89.

Williams, F. X. 1919. Philippine wasp studies: II, descriptions of new species and life history studies. *Bulletin of the Experiment Station, Hawaiian Sugar Planters' Association, Entomology Series,* 14: 19–184.

Williams, G. C. 1957. Pleiotropy, natural selection, and evolution of senescence. *Evolution,* 11(4): 398–411.

——— 1964. Measurement of consociation among fishes and comments on the evolution of schooling. *Publications of the Museum, Michigan State University, East Lansing, Biological Series,* 2(7): 351–383.

——— 1966a. *Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought.* Princeton University Press, Princeton, N.J. x + 307 pp.

——— 1966b. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist,* 100(916): 687–690.

Williams, G. C., and J. B. Mitton. 1973. Why reproduce sexually? *Journal of Theoretical Biology,* 39(3): 545–554.

Williams, G. C., and Doris C. Williams. 1957. Natural selection of individually harmful social adaptations among sibs with special reference to social insects. *Evolution,* 11(1): 32–39.

Williams, H. W., M. W. Sorenson, and P. Thompson. 1969. Antiphonal calling of the tree shrew *Tupaia palawanensis. Folia Primatologica,* 11(3): 200–205.

Williams, T. R. 1972. The socialization process: a theoretical perspective. In F. E. Poirier, ed. (*q.v.*), *Primate socialization,* pp. 206–260.

Willis, E. O. 1966. The role of migrant birds at swarms of army ants. *Living Bird*, 5: 187–231.
——— 1967. The behavior of bicolored antbirds. *University of California Publications in Zoology*, 79. 127 pp.
Wilmsen, E. N. 1973. Interaction, spacing behavior, and the organization of hunting bands. *Journal of Anthropological Research*, 29(1): 1–31.
Wilson, A. P. 1968. Social behavior of free-ranging rhesus monkeys with an emphasis on aggression. Ph.D. thesis, University of California, Berkeley. [Cited by J. H. Crook, 1970b (*q.v.*).]
Wilson, A. P., and C. Boelkins. 1970. Evidence for seasonal variation in aggressive behaviour by *Macaca mulatta*. *Animal Behaviour*, 18(4): 719–724.
Wilson, E. O. 1953. The origin and evolution of polymorphism in ants. *Quarterly Review of Biology*, 28(2): 136–156.
——— 1955a. A monographic revision of the ant genus *Lasius*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard*, 113(1): 1–205.
——— 1955b. Ecology and behavior of the ant *Belonopelta deletrix* Mann. *Psyche, Cambridge*, 62(2): 82–87.
——— 1957. The organization of a nuptial flight of the ant *Pheidole sitarches* Wheeler. *Psyche, Cambridge*, 64(2): 46–50.
——— 1958a. The beginnings of nomadic and group-predatory behavior in the ponerine ants. *Evolution*, 12(1): 24–31.
——— 1958b. Observations on the behavior of the cerapachyine ants. *Insectes Sociaux*, 5(1): 129–140.
——— 1958c. Studies on the ant fauna of Melanesia: I, the tribe Leptogenyini; II, the tribes Amblyoponini and Platythyreini. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard*, 118(3): 101–153.
——— 1958d. A chemical releaser of alarm and digging behavior in the ant *Pogonomyrmex badius* (Latreille). *Psyche, Cambridge*, 65(2,3): 41–51.
——— 1959a. Communication by tandem running in the ant genus *Cardiocondyla*. *Psyche, Cambridge*, 66(3): 29–34.
——— 1959b. Adaptive shift and dispersal in a tropical ant fauna. *Evolution*, 13(1): 122–144.
——— 1959c. Source and possible nature of the odor trail of fire ants. *Science*, 129: 643–644.
——— 1961. The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna. *American Naturalist*, 95(882): 169–193.
——— 1962a. Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith): 1, the organization of mass-foraging; 2, an information analysis of the odour trail; 3, the experimental induction of social responses. *Animal Behaviour*, 10(1,2): 134–164.
——— 1962b. Behavior of *Daceton armigerum* (Latreille), with a classification of self-grooming movements in ants. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard*, 127(7): 403–422.
——— 1963. Social modifications related to rareness in ant species. *Evolution*, 17(2): 249–253.
——— 1964. The true army ants of the Indo-Australian area (Hymenoptera: Formicidae: Dorylinae). *Pacific Insects*, 6(3): 427–483.
——— 1966. Behaviour of social insects. In P. T. Haskell, ed., *Insect behaviour*, pp. 81–96. Symposium of the Royal Entomological Society of London, no. 3. Royal Entomological Society, London. 113 pp.
——— 1968a. The ergonomics of caste in the social insects. *American Naturalist*, 102(923): 41–66.
——— 1968b. Chemical systems. In T. A. Sebeok, ed. (*q.v.*), *Animal communication: techniques of study and results of research*, pp. 75–102.
——— 1969. The species equilibrium. In G. M. Woodwell, ed., *Diversity and stability in ecological systems*, pp. 38–47. Brookhaven Symposia in Biology no. 22. Biology Department, Brookhaven National Laboratory, Upton, N.Y. vii + 264 pp.
——— 1970. Chemical communication within animal species. In E. Sondheimer and J. B. Simeone, eds. (*q.v.*), *Chemical ecology*, pp. 133–155.
——— 1971a. *The insect societies*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge. x + 548 pp.
——— 1971b. Competitive and aggressive behavior. In J. F. Eisenberg and W. Dillon, eds. (*q.v.*), *Man and beast: comparative social behavior*, pp. 183–217.
——— 1972a. On the queerness of social evolution. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 19(1): 20–22.
——— 1972b. Animal communication. *Scientific American*, 227(3) (September): 52–60.
——— 1973. Group selection and its significance for ecology. *BioScience*, 23(11): 631–638.
——— 1974a. The soldier of the ant *Camponotus* (*Colobopsis*) *fraxinicola* as a trophic caste. *Psyche, Cambridge*, 81(1): 182–188.
——— 1974b. *Leptothorax duloticus* and the beginnings of slavery in ants. *Evolution*. (In press.)
——— 1974c. Aversive behavior and competition within colonies of the ant *Leptothorax curvispinosus* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 67(5): 777–780.
——— 1974d. The population consequences of polygyny in the ant *Leptothorax curvispinosus* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 67(5): 781–786.
Wilson, E. O., and W. H. Bossert. 1963. Chemical communication among animals. *Recent Progress in Hormone Research*, 19: 673–716.
——— 1971. *A primer of population biology*. Sinauer Associates, Sunderland, Mass. 192 pp.
Wilson, E. O., and W. L. Brown. 1956. New parasitic ants of the genus *Kyidris*, with notes on ecology and behavior. *Insectes Sociaux*, 3(3): 439–454.
——— 1958. Recent changes in the introduced population of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). *Evolution*, 12(2): 211–218.
Wilson, E. O., F. M. Carpenter, and W. L. Brown. 1967. The first Mesozoic ants. *Science*, 157: 1038–1040.
Wilson, E. O., T. Eisner, W. R. Briggs, R. E. Dickerson, R. L. Metzenberg, R. D. O'Brien, M. Susman, and W. E. Boggs. 1973. *Life on earth*. Sinauer Associates, Sunderland, Mass. xiv + 1053 pp.
Wilson, E. O., T. Eisner, G. C. Wheeler, and Jeanette Wheeler. 1956.

Aneuretus simoni Emery, a major link in ant evolution. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard,* 115(3): 81–99.
Wilson, E. O., and F. E. Regnier. 1971. The evolution of the alarm-defense system in the formicine ants. *American Naturalist,* 105(943): 279–289.
Wilson, E. O., and R. W. Taylor. 1964. A fossil ant colony: new evidence of social antiquity. *Psyche, Cambridge,* 71(2): 93–103.
——— 1967. The ants of Polynesia (Hymenoptera: Formicidae). *Pacific Insects Monograph,* 14. 109 pp.
Wilsson, L. 1971. Observations and experiments on the ethology of the European beaver (*Castor fiber* L.). *Viltrevy,* 8(3): 115–266.
Wing, M. W. 1968. Taxonomic revision of the Nearctic genus *Acanthomyops* (Hymenoptera: Formicidae). *Memoirs, Cornell University Agricultural Experiment Station,* 405: 1–173.
Winn, H. E. 1964. The biological significance of fish sounds. In W. N. Tavolga, ed. (*q.v.*), *Marine bio-acoustics,* pp. 213–231.
Winterbottom, J. M. 1943. On woodland bird parties in northern Rhodesia. *Ibis,* 85(4): 437–442.
——— 1949. Mixed bird parties in the Tropics, with special reference to northern Rhodesia. *Auk,* 66(3): 258–263.
Wolf, L. L., and F. R. Hainsworth. 1971. Time and energy budgets of territorial hummingbirds. *Ecology,* 52(6): 980–988.
Wolf, L. L., and F. G. Stiles. 1970. Evolution of pair cooperation in a tropical hummingbird. *Evolution,* 24(4): 759–773.
Wolfe, M. L., and D. L. Allen. 1973. Continued studies of the status, socialization, and relationships of Isle Royale wolves, 1967 to 1970. *Journal of Mammalogy,* 54(3): 611–633.
Wood, D. H. 1970. An ecological study of *Antechinus stuartii* (Marsupialia) in a south-east Queensland rain forest. *Australian Journal of Zoology,* 18(2): 185–207.
——— 1971. The ecology of *Rattus fuscipes* and *Melomys cervinipes* (Rodentia: Muridae) in a south-east Queensland rain forest. *Australian Journal of Zoology,* 19(4): 371–392.
Wood, D. L., R. M. Silverstein, and M. Nakajima, eds. 1970. *Control of insect behavior by natural products.* Academic Press, New York. x + 345 pp.
Wood-Gush, D. G. M. 1955. The behaviour of the domestic chicken: a review of the literature. *British Journal of Animal Behaviour,* 3(3): 81–110.
Woolfenden, G. E. 1973. Nesting and survival in a population of Florida scrub jays. *Living Bird,* 12: 25–49.
——— 1974a. Florida scrub jay helpers at the nest. *Auk.* (In press.)
——— 1974b. The effect and source of Florida scrub jay helpers. (Unpublished manuscript.)
Woollacott, R. M., and R. L. Zimmer. 1972. Origin and structure of the brood chamber in *Bugula neritina* (Bryozoa). *Marine Biology,* 16: 165–170.
Woolpy, J. H. 1968a. The social organization of wolves. *Natural History,* 77(5): 46–55.
——— 1968b. Socialization of wolves. *Science and Psychoanalysis,* 12: 82–94.
Woolpy, J. H., and B. E. Ginsburg. 1967. Wolf socialization: a study of temperament in a wild social species. *American Zoologist,* 7(2): 357–363.
Wortis, R. P. 1969. The transition from dependent to independent feeding in the young ring dove. *Animal Behaviour Monographs,* 2(1): 1–54.
Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics,* 16(2): 97–158.
——— 1943. Isolation by distance. *Genetics,* 28(2): 114–138.
——— 1945. Tempo and mode in evolution: a critical review. *Ecology,* 26(4): 415–419.
——— 1969. *Evolution and the genetics of populations,* vol. 2, *The theory of gene frequencies.* University of Chicago Press, Chicago. vii + 511 pp.
Wünschmann, A. 1966. Einige Gefangenschaftsbeobachtungen an Breitstirn-Wombats (*Lasiorhinus latifrons* Owen 1845). *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 23(1): 56–71.
Wüst, Margarete. 1973. Stomodeale und proctodeale Sekrete von Ameisenlarven und ihre biologische Bedeutung. *Proceedings of the Seventh Congress of the International Union for the Study of Social Insects, London,* pp. 412–417.
Wynne-Edwards, V. C. 1962. *Animal dispersion in relation to social behaviour.* Oliver and Boyd, Edinburgh. xi + 653 pp.
——— 1971. Space use and the social community in animals and men. In: A. H. Esser, ed. (*q.v.*), *Behavior and environment: the use of space by animals and men,* pp. 267–280.

Yamada, M. 1958. A case of acculturation in a society of Japanese monkeys. *Primates,* 1(2): 30–46. (In Japanese.)
——— 1966. Five natural troops of Japanese monkeys in Shodoshima Island: 1, distribution and social organization. *Primates,* 7(3): 315–362.
Yamanaka, M. 1928. On the male of a paper wasp, *Polistes fadwigae* Dalla Torre. *Science Reports of the Tôhoku Imperial University, Sendai, Japan,* 6th ser. (Biology), 3(3): 265–269.
Yamane, S. 1971. Daily activities of the founding queens of two *Polistes* species, *P. snelleni* and *P. biglumis* in the solitary stage (Hymenoptera, Vespidae). *Kontyû,* 39: 203–217.
Yasuno, M. 1965. Territory of ants in the Kayano grassland at Mt. Hakkôda. *Science Reports of the Tôhoku University, Sendai, Japan,* 6th ser. (Biology), 31(3): 195–206.
Yeaton, R. I. 1972. Social behavior and social organization in Richardson's ground squirrel (*Spermophilus richardsonii*) in Saskatchewan. *Journal of Mammalogy,* 53(1): 139–147.
Yeaton, R. I., and M. L. Cody. 1974. Competitive release in island song sparrow populations. *Theoretical Population Biology,* 5(1): 42–58.
Yerkes, R. M. 1943. *Chimpanzees: a laboratory colony.* Yale University Press, New Haven. xv + 321 pp.
Yerkes, R. M., and Ada M. Yerkes. 1929. *The great apes: a study of anthropoid life.* Yale University Press, New Haven. xix + 652 pp.
Yockey, H. P., R. L. Platzman, and H. Quastler, eds. 1958. *Symposium*

on information theory in biology. Pergamon Press, New York. xii + 418 pp.

Yoshiba, K. 1968. Local and intertroop variability in ecology and social behavior of common Indian langurs. In Phyllis C. Jay, ed. (*q.v.*), *Primates: studies in adaptation and variability*, pp. 217–242.

Yoshikawa, K. 1963. Introductory studies on the life economy of polistine wasps: 2, superindividual stage; 3, dominance order and territory. *Journal of Biology, Osaka City University*, 14: 55–61.

——— 1964. Predatory hunting wasps as the natural enemies of insect pests in Thailand. *Nature and Life in Southeast Asia* (Tokyo), 3: 391–398.

Yoshikawa, K., R. Ohgushi, and S. F. Sakagami. 1969. Preliminary report on entomology of the Osaka City University 5th Scientific Expedition to Southeast Asia, 1966, with descriptions of two new genera of stenogastrine wasps by J. van der Vecht. *Nature and Life in Southeast Asia* (Tokyo), 6: 153–182.

Young, C. M. 1964. An ecological study of the common shelduck (*Tadorna tadorna* L.) with special reference to the regulation of the Ythan population. Ph.D. thesis, Aberdeen University, Aberdeen. [Cited by J. R. Krebs, 1971 (*q.v.*).]

Zajonc, R. B. 1971. Attraction, affiliation, and attachment. In J. F. Eisenberg and W. S. Dillon, eds. (*q.v.*), *Man and beast: comparative social behavior*, pp. 141–179.

Zarrow, M. X., J. E. Philpott, V. H. Denenberg, and W. B. O'Connor. 1968. Localization of ^{14}C-4-corticosterone in the two day old rat and a consideration of the mechanism involved in early handling. *Nature, London*, 218(5148): 1264–1265.

Zimmerman, J. L. 1971. The territory and its density dependent effect in *Spiza americana*. *Auk*, 88(3): 591–612.

Zucchi, R., S. F. Sakagami, and J. M. F. de Camargo. 1969. Biological observations on a Neotropical parasocial bee, *Eulaema nigrita*, with a review of the biology of Euglossinae: a comparative study. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University*, 6th ser. (Zoology), 17: 271–380.

Zuckerman, S. 1932. *The social life of monkeys and apes*. Harcourt, Brace, New York. xii + 356 pp.

Zumpe, Doris. 1965. Laboratory observations on the aggressive behaviour of some butterfly fishes (*Chaetodontidae*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 22(2): 226–236.

Zwölfer, H. 1958. Zur Systematik, Biologie und Ökologie unterirdisch lebender Aphiden (Homoptera, Aphidoidea) (Anoeciinae, Tetraneurini, Pemphigini und Fordinae): IV, ökologische und systematische Erörterungen. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 43(1): 1–52.

Índice alfabético